Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems beim Regenwurm

Mit 15 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Erich von Holst
aus Danzig

Tag der Promotion: 10. XII. 32
Tag der mündlichen Prüfung: 10. XII. 32

1932

99

Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems beim Regenwurm

Mit 15 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Erich von Holst
aus Danzig

Tag der Promotion: 10. XI. 32
Tag der mündlichen Prüfung: 10. XI. 32

1932

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse

Prof. Dr. C. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 51. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1932.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 548
I. Teil. Die Kolossalfasern 548
1. Literatur 548
2. Untersuchungen 549
a) Die Funktionen der Kolossalfasern 549
b) Die Leitungsgeschwindigkeit; Rückschlüsse auf das leitende Element 550
c) Frühere Untersuchungen über dasselbe Thema: Jenkins, Bethe, Carlson 553
d) Die Struktur der Fasern; Stough's Funde über den feineren Bau und deren experimentelle Bestätigung 554
3. Zur Frage des Antagonismus 555
a) Zuckbewegung und Uexküll'sches Dehnungsgesetz 556
b) Das Problem der „zentralen Schaltung" 557
c) Über die Inkonstanz des „Skeletts" 559
d) Die Geschwindigkeit des Kontraktionsvorganges bei Zuckbewegung und Peristaltik 560
II. Teil. Die Peristaltik 561
1. Literatur: die bisherigen Ansichten und Theorien: Friedländer, Biedermann, Garrey-Moore, Bovard, Janzen, v. Essen . . . 561
2. Untersuchungen 563
a) Die Verdickungswelle 563
b) Leitungsgeschwindigkeit im freigelegten Bauchmark 565
c) Dehnungsversuche 569
d) Ätherversuch 571
3. Hypothese der „Hemmungszentren" 572
III. Teil. Das Bauchmark als Einheit 575
1. Veränderungen des Tätigkeitszustandes 575
a) Die „Unterdrückung" 575
b) Reizwirkung am kriechenden Tier 576
c) Die „Umschaltung" 577
2. Über die Leitungsbahnen und die allgemeine Polarisation 578
3. Über Rhythmus und Bewegungsauslösung 581
Schluß 587
Resultate 587
Literaturverzeichnis 588

Einleitung.

Der Regenwurm ist bereits das Objekt recht zahlreicher nervenphysiologischer Untersuchungen gewesen, die sich hauptsächlich mit zwei Problemen beschäftigen: erstens mit der Frage nach der Rolle der Leydig'schen oder Kolossalfasern, und zweitens mit der Frage nach dem Zustandekommen der peristaltischen Bewegung.

Was das erste Thema anlangt, so ist ein wesentlicher Punkt darin geklärt; über die Peristaltik jedoch gehen die Meinungen recht weit auseinander, obschon in einer Anzahl Arbeiten eine Theorie entwickelt wurde, die das bisher zutage geförderte Tatsachenmaterial mit dem, was wir über die Histologie des Bauchmarks wissen, gut in Einklang bringt.

I. Teil. **Die Kolossalfasern.**

1. Literatur.

Die von Claparède gefundenen Fasern wurden zuerst von Leydig als nervöse Elemente angesprochen; in der Folgezeit wurden ihnen jedoch die mannigfachsten Funktionen zugeschrieben (Genaueres darüber bei Stough, 1916). Friedländer vermutete als erster, daß die Kolossalfasern bei der Zuckbewegung ein Rolle spielen.

Diese Vermutung fand ihre Bestätigung durch Bovard (1918) in Regenerationsversuchen, ferner durch Yolton (1923), dem es gelang, sie mittels feiner Glasnadeln unter Schonung des übrigen Bauchmarks zu verletzen und dabei die Unterbrechung des Zuckreflexes festzustellen. Schließlich kam Stough (1930) auf ähnlichem Wege zu dem Ergebnis, daß die Fasern polarisiert sind; die mittlere leitet die Erregung nur rostrocaudalwärts, die beiden anderen leiten sie in entgegengesetzter Richtung.

2. Untersuchungen.

Damit ist ein wesentlicher Punkt dieses Themas geklärt; offen bleiben vor allem folgende Fragen: Dienen die Kolossalfasern nur dem Zuckreflex, oder kommen ihnen noch andere Funktionen zu? Fließt die Erregung nur einem oder beiden Muskelsystemen, der Längs- und der Ringmuskulatur zu? Wie groß ist die Leitungsgeschwindigkeit der Fasern, und ist sie abhängig von der jeweiligen Länge des Bauchmarks? Diese Hauptfragen sollen im folgenden zunächst behandelt werden.

a) Die Funktionen der Kolossalfasern.

Reizt man einen ruhig daliegenden Wurm an einem Ende, so zuckt er nicht nur zusammen, sondern sehr häufig beginnt sofort darauf am reizabgekehrten Ende eine Verdünnungswelle, und der Wurm kriecht davon. Die Latenzzeit zwischen Reiz am einen und Beginn der Peristaltik am anderen Ende kann außerordentlich kurz sein, nur Bruchteile einer Sekunde betragen. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die Kolossalfasern diesen die Peristaltik auslösenden Impuls leiten; diese Annahme ist auch (z. B. von v. Buddenbrock) ausgesprochen worden.

Eine genauere Untersuchung dieser Frage ist auf dreierlei Weise möglich: erstens kann man das Bauchmark durchschneiden und nachprüfen, ob im Verlauf der Regenerationen der Zuckreflex mit dem fraglichen Impuls gleichzeitig in der nicht gereizten Wurmhälfte wieder auftritt; zweitens kann man dasselbe durch Transplantation (Zusammennähen von zwei verschiedenen Tieren) deutlich machen, wobei Differenzen in der Regenerationsgeschwindigkeit einzelner Bauchmarkteile sich noch ausgeprägter zeigen müssen. Schließlich kann man das freigelegte Bauchmark in der von Yolten und Stough beschriebenen Weise durch Stiche mit feinen Nadeln verletzen und untersuchen, ob stets der Zuckimpuls gemeinsam mit dem Peristaltik auslösenden Impuls derselben Leitungsrichtung unterbrochen wird.

Alle drei angegebenen Wege wurden beschritten, und sie führten eindeutig zu demselben Resultat, nämlich: die Kolossalfasern sind an dem Zustandekommen jener anderen schnellen Reizreaktion nicht beteiligt, weder direkt noch indirekt. Die Versuchsreihen für die erste und dritte Methode werden in einem anderen Zusammenhang (im III. Teil) mitgeteilt werden. Der zweite Versuch soll hier kurz besprochen werden.

12 Würmer (*Lumbricus herculeus* Sav.) wurden einige Tage in feuchtem Fließpapier, darauf 1 Woche in Leinstücken gehalten. Je 2 wurden gleichzeitig in 8—10%igem Alkohol betäubt und dem einen das Kopfstück dicht hinter dem Clitellum, dem anderen die letzten 20 Segmente abgeschnitten und beide größeren Wurmstücke durch 4—6 Seidenfadenschlingen mit den Wundflächen aneinandergeheftet. Das Zusammenwachsen erfolgte in allen 6 Fällen, nur autotomierten 5 Paare in den folgenden Tagen nicht weit von der Naht, so daß die Reststücke zu klein waren, um eine Untersuchung zu ermöglichen. Das letzte Paar blieb intakt und zeigte am 28. Tage nach der Operation zum ersten Male deutlich Koordination des Zuckreflexes in beiden Richtungen. Erst 6 Tage später zeigte sich zum ersten Male Überspringen einer aktiven Verdünnungswelle über die Schnittstelle; während dieser 6 Tage reagierte auf jeden Reiz an einem der beiden Enden das gesamte Tier mit Zusammenzucken und stets nur die gereizte Hälfte mit Kriechversuchen zur Schnittstelle hin, während die andere Hälfte sich unbeweglich verhielt.

Man muß also annehmen, daß das leitende Element für die in Frage stehende Erregung sich in anderen Gebieten des Bauchmarks befindet. In welchem, soll im III. Teil dieser Arbeit näher erörtert werden.

b) Die Leitungsgeschwindigkeit; Rückschlüsse auf das leitende Element.

Die zweite zu beantwortende Frage ist die nach der Leitungsgeschwindigkeit der Fasern. Diese zu messen, erwies sich nach einigen Vorversuchen der in Fig. 1 abgebildete Apparat als am besten geeignet. Der Wurm ist etwa am 25. und am 12. letzten Segment durch zwei Nadeln auf einer Korkplatte befestigt und hängt in der Mitte über einem beweglichen Hebel *b*, der es ihm ermöglicht, jede Länge einzunehmen. Diese wird durch seine Verbindung mit Schreibhebel h_3 registriert. Die beiden anderen Schreibhebel sind durch Seidenfäden und feine Drahthäkchen mit ungefähr dem 10. und dem letzten Segment verbunden. Die 3 Schreibhebel bestehen aus glattem Stahldraht und laufen vorn an einer Schiene *s* aus gleichem Material; hinten hängen sie in 3 Fadenschlingen *sch*. Der Pfeil zeigt die Bewegungsrichtung der berußten Trommel an. Gereizt wurde das Kopfende, nachdem das Tier zuerst eine Weile in Ruhe gelassen worden war, und zwar durch Öffnungsstrom eines Du-Bois'schen Induktors bei stets gleichbleibendem Rollenabstand. Es wurden schwache

Schläge erteilt, in Abständen von 40—60 Sekunden. Dabei wurden nach Möglichkeit Augenblicke größter Verkürzung und Dehnung des Wurmes abgepaßt; durch Verschieben des Gewichtes *g* auf dem Hebel *b* war es möglich, recht extreme Längenmaße zu erhalten.

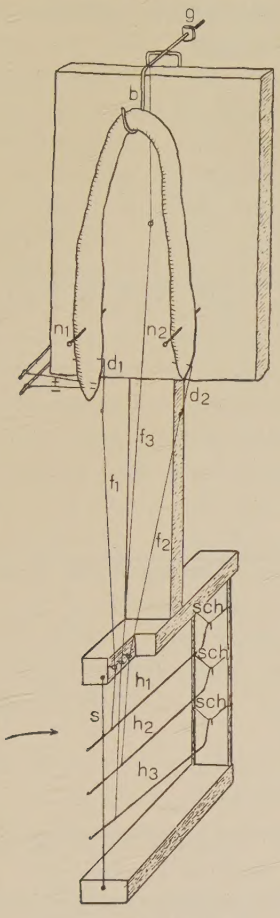

Fig. 1.
Apparat zur Messung der Leitungsgeschwindigkeit durch die Kolossalfasern.

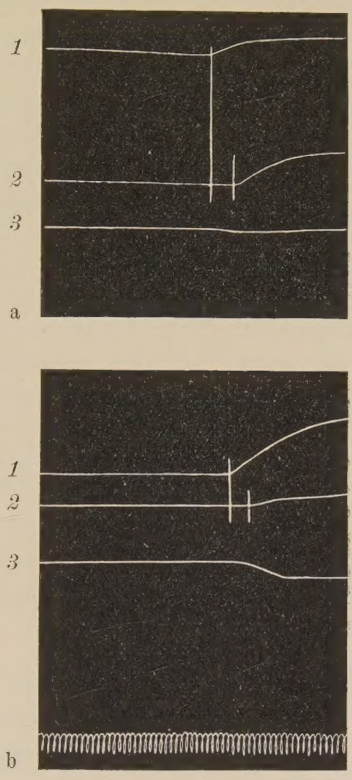

Fig. 2.
Kurvenbeispiele für die Messungen an dem in Fig. 1 abgebildeten Apparat; *1, 2, 3* die durch Hebel h_{1-3} gezogenen Kurven.

Die Versuche fanden bei stark abgeblendetem Licht und bei Zimmertemperatur (Versuchsmonate Juli und August) statt.

Reizung eines beliebigen Segments bringt reflektorisch ein Zucken sämtlicher anderer Segmente zustande. Dabei bestehen zwei Möglichkeiten: entweder befindet sich das Zentrum dieses Reflexes im gereizten Segment, dann haben die Kolossalfasern selbst motorischen

Charakter; oder aber die Fasern stellen die sensible Verbindung zu den in jedem Segment befindlichen Reflexzentren dar, dann werden soviel Reflexzentren erregt, als der Wurm Segmente hat. Welche von diesen beiden Möglichkeiten tatsächlich zutrifft, läßt sich nicht entscheiden; wahrscheinlicher ist wohl die erste.

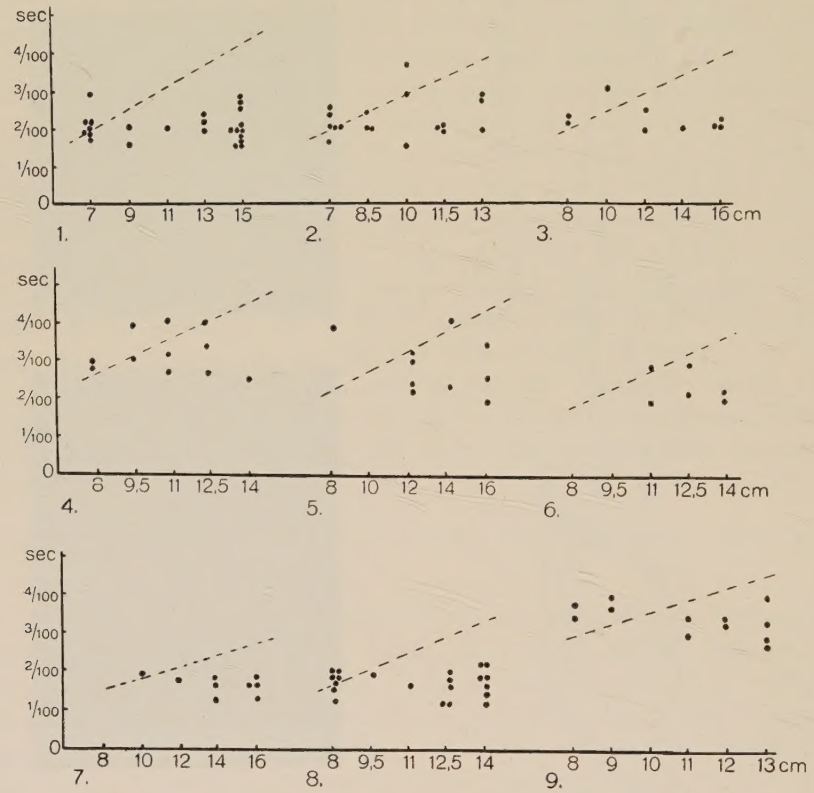

Fig. 3. Leitungsgeschwindigkeit in der mittleren Kolossalfaser; waagerecht die jeweiligen Längen des gereizten Tieres; senkrecht: die zugehörigen Reflexzeitdifferenzen; *1—9* 9 verschiedene Würmer (*L. herculeus* SAV.); die unterbrochene Linie würde bei Proportionalität zwischen Länge und Geschwindigkeit etwa die Parallele zu der Durchschnittskurve darstellen.

Jedenfalls werden bei dem am Apparat befestigten Wurm zwei durch denselben Reiz hervorgerufene gleichartige Reflexbögen gemessen, die sich nur durch die Länge ihres motorischen (oder sensiblen) Leitungsanteils unterscheiden; Hebel h_1 bewegt sich bei Kontraktion des 10., h_2 bei Kontraktion des 12.—letzten Segmentes; es ergibt sich also für die Zeitdifferenz zwischen der Bewegung von h_1 und h_2

die Zeitdauer, in der die Erregung von d_1 bis a_2, also durch den ganzen Wurm, mit Ausnahme der ersten und letzten 10 Segmente, gelaufen ist.

Die Geschwindigkeitsangabe der Trommelumdrehung geschah durch elektrisch betriebene Stimmgabel mit 100 Doppelschwingungen pro Sekunde. Fig. 2 a, b zeigt zwei Beispiele von auf diese Weise gewonnenen Kurven. Die verhältnismäßig deutlichen Kurvenkniee ermöglichen eine im Hinblick auf den Gesamtdurchschnitt hinreichende Meßgenauigkeit. (Die Fehlergrenze dürfte nicht mehr als 20—30 % der Gesamtlänge betragen.) Die Angaben der Wurmlänge sind, da eine völlig genaue Messung infolge stärkeren und schwächeren Krümmens des Tieres bei b nicht möglich und auch nicht erforderlich war, bis um höchstens 1 cm abgerundet. Die Messungen wurden an 10 Exemplaren (*L. herculeus* Sav.) ausgeführt. Einer autotomierte während der Versuche, die Resultate der anderen 9 sind auf der Tabelle, Fig. 3, eingetragen: auf der Horizontalen die Wurmlängen in Zentimeter, auf der Vertikalen die dazugehörige Leitungsdauer in $^1/_{100}$ Sekunden.[1])

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, daß die Leitungsdauer unabhängig vom jeweiligen Dehnungsgrad des Tieres ist; die gestrichelte Linie würde die Durchschnittskurve bei gleichbleibendem Verhältnis von Wurmlänge und Zeitdauer darstellen. Man sieht, daß dann die Resultate bei extremer Dehnung, gegenüber denen bei extremer Verkürzung, die doppelten oder fast doppelten Werte annehmen müßten. Es besteht also keine solche Proportionalität. Die Leitungsgeschwindigkeit ist unabhängig von der jeweiligen Länge des Bauchmarks.

c) Frühere Untersuchungen über dasselbe Thema: Jenkins, Bethe, Carlson.

Auf die Frage nach der leitenden Substanz muß noch etwas näher eingegangen werden. Untersuchungen über den Einfluß der Dehnung auf die Leitungsgeschwindigkeit von Nervenfasern liegen von Jenkins, Carlson und Bethe vor; von Jenkins und Carlson (1904) an einem Pulmonaten (*Ariolimax Columbianus*), und Carlson an einem Röhrenwurm (*Bispira*); beide Forscher kamen zum Ergebnis, daß die Leitungsdauer dem jeweiligen Dehnungsgrad proportional sei, also je nach dem Kontraktionszustand wechsele; Einwände gegen diese beiden Arbeiten finden sich bei Bethe (1908), auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Soweit seine Entgegnung

1) Zur Ausmessung wurden nur Kurven benutzt, deren Deutlichkeit nicht unter der von Fig. 2 b lag.

sich auf die Annahme stützt, daß es sich, wenigstens bei *Ariolimax*, um Messungen an einer Kommissur mit eingestreuten Ganglienzellen handele, und daß die Leitungsdauer durch diese beeinflußt werden könne, findet sie im II. Teil dieser Arbeit eine teilweise Bestätigung. Es wird dort gezeigt werden, daß eine Erregungswelle, an deren Leitung bestimmt zahlreiche Ganglienzellen beteiligt sind, durch Dehnung des Bauchmarks in ihrer Geschwindigkeit wesentlich beeinflußt werden kann.

Bethe hat (1908) an *Hirudo* ähnliche Messungen angestellt; bei *Hirudo* ist durch Apathy und Bethe nachgewiesen, daß die Neurofibrillen im Nerv geschlängelt verlaufen und ihre Länge nicht ändern, sondern sich je nach dem Dehnungsgrad der Faser mehr oder weniger strecken. Bethe's Resultate stimmen mit den hier mitgeteilten überein; die Leitungsdauer ist bei *Hirudo* konstant und unabhängig vom Dehnungsgrad des Tieres.

Carlson hat (1911) die Versuche an *Ariolimax* sehr exakt wiederholt, mit demselben Erfolg: Die Geschwindigkeit war proportional der Länge; die Frage, ob in die hier untersuchte Nervenstrecke ein Ganglienplexus eingeschaltet ist, bejaht er; er glaubt aber nicht, daß dieser das Resultat immer im gleichen Sinne beeinflussen könne.

d) Die Struktur der Fasern; Stough's Funde über den feineren Bau und deren experimentelle Bestätigung.

Was die Struktur des leitenden Elements der Kolossalfasern anlangt, so ist sie erst in den letzten Jahren hinreichend bekannt geworden. Friedländer, ebenso Cerfontaine und Haller hielten den in der umgehenden Markhülle liegenden Achsenzylinder für homogen, und sie nahmen an, daß er nur am Vorder- bzw. Hinterende des Tieres mit großen Zellen des Bauchmarks in Verbindung stehe; und zwar münden vorn Ausläufer von 2 Paar medianer und 1 Paar lateraler Riesenzellen und von einer Anzahl kleinerer Zellen in die mittlere Faser; während im hinteren Wurmende 1 Paar Riesenzellen und etliche kleinere ihre Fortsätze in die lateralen Fasern schicken. Nansen (1887), glaubte zuerst die Zusammensetzung des Faserinhalt zu einem Bündel von „Primitivtuben" zu erkennen: Hamaker (1898) fand ähnliche Verhältnisse bei *Nereis*; erst Stough (1924) erkannte und beschrieb die Struktur der leitenden Substanz. Sie besteht aus einer großen Anzahl aneinandergrenzender Axone: im Querschnitt sind sie sechseckig und besitzen in der Mitte je

einen dunklen Punkt, der wohl als Fibrille zu deuten ist[1]). Ferner sind die Kolossalfasern durch Septen, die schräg zwischen je 2 Ganglien verlaufen, segmental gegliedert und damit Produkte von in jedem Ganglion gelegenen Zellen. Die Axone verlaufen, und das interessiert in diesem Zusammenhange am meisten, wahrscheinlich geschlängelt. Diese Annahme erfährt durch die vorliegende Untersuchung ihre entschiedene Bestätigung (vorausgesetzt, daß die Fibrille tatsächlich immer im Zentrum des Axones verläuft; es bestünde natürlich auch die Möglichkeit, daß die Fibrille im Innern des Axones geschlängelt liegt, dann müßte sie im Querschnitt auch an seinem Rande angetroffen werden, was jedoch nach Stough nicht der Fall zu sein scheint). Nach Angaben von Claparède (1869) und Rabes (1901) haben die gesamten Kolossalfasern in sehr stark zusammengezogenen Tieren einen gewundenen Verlauf. Das Bauchmark als ganzes liegt stets gestreckt.

Die Resultate Stough's, soweit sie die segmentale Gliederung und den Zusammenhang mit Ganglienzellen in jedem Segment betreffen, lassen sich auch experimentell bestätigen. Nimmt man, wie es bis auf Stough die allgemeine Ansicht war, an, daß die mittlere Faser nur am Kopfende, die seitlichen nur am Schwanzende mit Ganglienzellen in Verbindung stehen, so muß der Wurm bei Reizung in der Körpermitte zwar hier nur einmal, am Kopf- und Schwanzende jedoch zweimal nacheinander zucken, und zwar in einem zeitlichen Abstand, der durch die Leitungsgeschwindigkeit der Fasern bestimmt wird. Da verschiedene Nerven — und bei schwachem Reiz wohl auch verschiedene Muskelelemente am Zustandekommen der beiden Kontraktionen beteiligt wären, müßte die zweite Zuckung etwa ebenso deutlich werden, wie die erste.

Derartige Messungen wurden an dem oben beschriebenen Apparat an 2 Würmern unternommen; sie hatten, wie zu erwarten, das Resultat, daß jedes Ende bei Reizung der Mitte stets nur einmal zuckte. Dieses Ergebnis stimmt gut zu den Stough'schen Befunden.

3. Zur Frage des Antagonismus.

Die allgemein herrschende Ansicht über den Zuckreiz geht dahin, daß er allein von einer Kontraktion der Längsmuskeln beantwortet wird (Bovard, Janzen, v. Essen u. a.), also immer eine Verkürzung des gereizten Tieres herbeiführt.

1) So K. C. Schneider (1902) für die zwei sehr ähnlich gebauten sogenannten ventralen Kolossalfasern im Bauchmark.

a) Zuckbewegung und Uexküll'sches Dehnungsgesetz.

Im Verlauf der Geschwindigkeitsmessungen zeigte sich jedoch, daß dieses nicht stets der Fall zu sein braucht, sondern daß es auch vorkommt, daß sich auf den Reiz hin der Wurm verlängert, also die Ringmuskulatur kontrahiert; und schließlich fanden sich auch

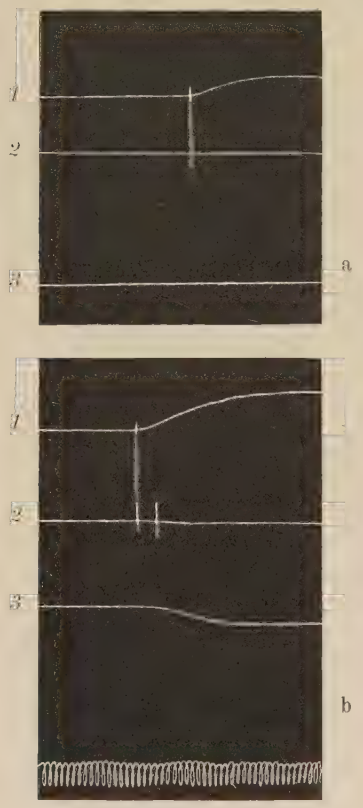

Fig. 4.

Fig. 5. Beispiel für die Wirkung des Zuckreizes, am Apparat Fig. 1 gemessen, Schwanzstück von 12 Segmenten; die gestrichelten Abstände von der Horizontalen bis zu den Punkten bezeichnen die jeweiligen Längen des Stückes im Augenblick der Reizung; die ausgezogenen Linien mit Pfeil die auf Reiz erfolgende Verlängerung bzw. Verkürzung.

Kurven, in denen, sei es am Kopf-, sei es am Schwanzende des Tieres, weder Verkürzungen noch Verlängerungen eintrat. Fig. 4a zeigt ein Beispiel für diesen Fall: das Kopfende hat sich kontrahiert, der übrige Wurmkörper hat sich nicht bewegt; in Fig. 4b haben sich Kopf- und Mittelstück verkürzt, während das Schwanzende sich gestreckt hat; die Verlängerung war stets nur gering, jedoch deutlich erkennbar.

Genaue Ausmessungen der jeweiligen Längen von Kopf- und Schwanzende der gereizten Würmer ergaben, daß es durch den Dehnungsgrad entschieden wird, ob überhaupt eine Reaktion sichtbar wird, ob Verkürzung oder Verlängerung eintritt, und wieweit die Ausschläge sind. Ein beliebig herausgegriffenes Zahlenbeispiel ist in Fig. 5 graphisch dargestellt. Die punktierte wagerechte Linie bezeichnet die (hypothetische) „Normallänge" dieser Segmente; zu ihr hin erfolgt, auf Zuckreiz, die Bewegung. (Eine ähnliche, vielleicht dieselbe „Ruhelänge", zu der jedes Segment stets wieder zurückkehrt, wird sich weiter unten, bei der Besprechung der Peristaltik, ebenfalls herausstellen.) Ist also ein Segment langgestreckt, so verkürzt es sich wesentlich: ist es weniger gedehnt, so verkürzt es sich weniger: Segmente, die über diesen Ruhezustand hinaus verkürzt sind, verlängern sich, und solche, die sich in ihm befinden, bleiben darin. Auf den ersten Blick scheint es sich hier also um einen typischen Fall des Uexküll'schen Dehnungsgesetzes zu handeln, nach dem die Erregung stets den gedehnten Muskeln oder Muskelsystemen zufließt.

b) Das Problem der „zentralen Schaltung".

Mit dieser Feststellung ist die Erscheinung jedoch keineswegs hinlänglich geklärt; es muß entschieden werden, ob die Erregung, die durch die Kolossalfasern fließt, bereits in Ganglienzellen des Bauchmarks, die ihrerseits durch den Dehnungszustand der Ring- und Längsmuskulatur irgendwelche Umstimmung erfahren, für die eine Muskelgruppe gehemmt und zur anderen geleitet wird. Mit anderen Worten, ob eine „zentrale Schaltung" in Ganglienzellen, die sich mit den zugehörigen Muskeln in „tonischem Gleichgewicht" (im Sinne Uexküll's) befinden, über den Weg der Erregung entscheidet, oder ob die Erregung stets zu beiden Muskelsystemen gelangt. Und diese Frage steht in enger Beziehung zum Problem des Antagonismus in diesem ganzen Muskelsystem.

Eine Entscheidung, ob Längs- und Ringmuskulatur sich auf Zuckreiz gleichzeitig kontrahieren oder nicht, läßt sich herbeiführen, wenn man beide Muskelgruppen so voneinander isoliert, daß sie sich nicht gegenseitig in ihrer Wirkung behindern oder ausschließen können. Zu diesem Zweck wurde der in Fig. 6 abgebildete Apparat hergestellt: Ein Wurmstück von etwa 30 Segmenten Länge wird in 5% Alkohol leicht betäubt. Dann wird, 5–6 Segmente von einem Ende entfernt, 1 Stück des Hautmuskelschlauchs von 2 Segmenten

Breite aus der dorsalen Wurmhälfte herausgeschnitten, jedoch auf einer Seite mit der übrigen Muskulatur in Verbindung gelassen; an der Wurzel dieses Querbandes wird das Wurmstück mit der Nadel n, die genau zwischen die beiden freigelegten Segmente gestochen wird, an der Korkplatte k befestigt und dicht über der Nadel das eine der beiden Segmente entfernt, das übrigbleibende am äußersten Ende mit dem einen Schreibhebel h_1 verbunden. Das eine, 5—6 Segmente davon entfernte Ende des Wurmstücks ist auf einen rechtwinklig abgebogenen feinen Hebel gespießt, der mittels eines Fadens f den zweiten Schreibhebel h_2 bewegt. Das andere, weiter entfernte Ende des Wurmstücks ist auf 2 Elektroden, die ebenfalls beweglich sind, aufgespießt.

In einem solchen Präparat können sich Ring- und Längsmuskeln kontrahieren,

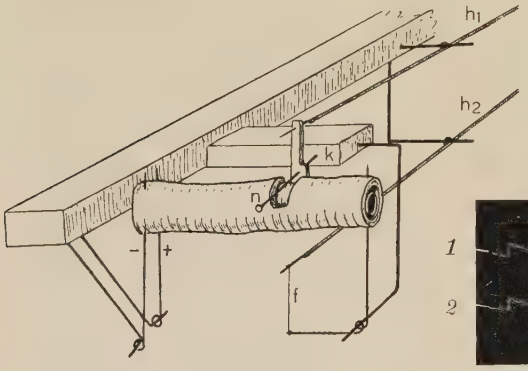

Fig. 6. Apparat zur Messung der Wirkung des Zuckreizes auf Ring- und Längsmuskulatur. Erklärung im Text.

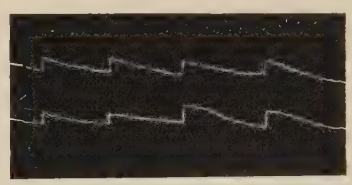

Fig. 7. Beispiel für die mit dem in Fig. 6 abgebildeten Apparat hergestellten Kurven. *1* Bewegung der Ring-, *2* der Längsmuskulatur.

ohne einander auszuschließen: einmal besitzt es keinen konstanten Inhalt mehr, da Darm und Leibeshöhle offenstehen, so daß Kontraktion der Längsmuskeln stets zur Verkürzung des ganzen Stückes führt, zweitens muß Kontraktion der Ringmuskeln stets den Hebel h_1 bewegen, da hier der anhaftende Längsmuskelrest keine Behinderung mehr darstellen kann.

Hebel h_2 wurde gar nicht, Hebel h_1 nur so wenig belastet, daß sich das Ringmuskelstück eben gerade streckte; denn es mußte möglichst vermieden werden, das „tonisch" aufrechterhaltene Kontraktionsgleichgewicht beider Muskelsysteme zu stören, da dann der Versuch seine Beweiskraft verlöre.

Gereizt wurde wieder durch Induktionsstromschläge. Das Wurmpräparat wurde erst im Dunkeln eine Weile in Ruhe gelassen, um

die Reizschwelle für die Zuckbewegung wieder der normalen möglichst zu nähern. Dann wurde in Abständen von 20—30 Sekunden gereizt. Der Erfolg war ein ganz eindeutiger: es kontrahieren sich sowohl Ring- wie Längsmuskeln, auch bei schwachen Reizen, die kaum zu einem Zusammenzucken führen. Fig. 7 gibt davon ein Beispiel. Damit ist die vorhin gestellte Frage beantwortet: die Erregung fließt zu beiden Muskelsystemen, es findet keine „zentrale Schaltung" statt.

c) Über die Inkonstanz des „Skeletts".

Wie reagiert nun der normale, unverletzte Wurm, dessen Gesamtinhalt als unkomprimierbar angesehen werden muß, auf den Zuckreiz? Man wird schließen müssen, daß die Muskelgruppen, die stärker gedehnt sind, eine größere Kontraktionskraft besitzen und ihre Antagonisten gewaltsam dehnen; befindet sich das Tier in „Ruhelänge", so halten sie sich das Gleichgewicht (d. h. das Kräfteverhältnis zwischen Ring- und Längsmuskulatur muß 2 : 1 sein). In jedem Falle wird in der Gesamtmuskulatur die Spannungszunahme bedeutend sein; es wird ein starker Druck auf den Inhalt des Hautmuskelschlauches ausgeübt werden. Diese Annahme wird bestätigt durch die häufig zu beobachtende Erscheinung, daß auf den Zuckreiz hin Leibeshöhleninhalt durch die Dorsalporen ausgespritzt wird [1]).

Der Inhalt des Hautmuskelschlauches ist also, wenn auch in engen Grenzen, inkonstant. Eine weit größere Inkonstanz ergibt sich für den Inhalt des einzelnen Segmentes.

Dies läßt sich auf folgende Weise feststellen: ein Wurm wird, nicht zu stark, betäubt und in der mit Wasser gefüllten Präparierschale so festgesteckt, daß seine Ventralseite nach oben gekehrt ist. Dann schneidet man vorsichtig mit einer spitzen Schere den Hautmuskelschlauch über dem Bauchmark in einer beliebig langen Strecke auf, jedoch so, daß nur die Ringmuskulatur durchtrennt wird, was bei einiger Übung leicht ist. Die Ringmuskulatur zieht sich zusammen und kann beliebig weit abpräpariert werden; darunter liegt nun die unbeschädigte Längsmuskelschicht, und diese ist stets mehr oder weniger, manchmal sogar ganz erstaunlich durchsichtig. Durch das binoculare Mikroskop kann man recht eingehend das Innere der unbeschädigten Leibeshöhle betrachten. In diesem Zusammenhang

1) Dieses Ausspritzen kann mit einiger Vehemenz geschehen; so erscheint es glaubhaft, daß (nach Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben) ein auf Celebes lebender Regenwurm *Amyntas* seinen (giftigen?) Leibeshöhlensaft $^1/_2$ m weit zu spritzen vermag.

interessiert nur die Leibeshöhlenflüssigkeit. Diese (mit den gleichmäßig darin verteilten Phagozyten einer dünnen Griessuppe ähnlich) befindet sich, auch im schwach betäubten Tier, fast ununterbrochen in passiver Bewegung. Sie pendelt bald im selben Segment auf und ab, bald sieht man sie von einem Segment in das andere fließen; besonders deutlich wird das, wenn man einige Segmente weiter den Hautmuskelschlauch ansticht. Dann fließt ein dicker Strom zur verletzten Stelle.

Wie wichtig übrigens die fast pausenlose Bewegung der Leibeshöhlenflüssigkeit für die Verteilung der Nahrungsstoffe und das Hingelangen der Phagozyten zu beschädigten Stellen usw. ist, liegt auf der Hand.

Diese Versuche und Beobachtungen zeigen, daß beim Regenwurm, soweit es sich um die Zuckbewegung handelt, von einem Antagonismus keine Rede sein kann. Es fehlt erstens an einem „Skelett" mit konstanten Dimensionen, denn der Leibesinhalt kann sich verlagern und spontan verringern, zweitens an einer antagonistischen Innervation, denn auf Zuckreiz reagieren beide Muskelsysteme.

Alle bisherigen Untersuchungen weisen jedoch darauf hin, daß bei der peristaltischen Bewegung im Gegensatz zu den eben besprochenen Verhältnissen tatsächlich ein echter Antagonismus vorzuliegen scheint. Das Nervmuskelsystem des Regenwurms reagiert also bedingt antagonistisch; später wird gezeigt werden, daß es von der Intensität des auslösenden Reizes abhängt, ob der Wurm rein antagonistisch reagiert oder nicht.

d) Die Geschwindigkeit des Kontraktionsvorganges bei Zuckbewegung und Peristaltik.

Von einigem Interesse ist die Geschwindigkeit der Muskelkontraktion bei Zuckbewegung, verglichen mit der bei Peristaltik. Die Geschwindigkeit der Längsmuskelkontraktion läßt sich aus den an den 9 untersuchten Würmern gewonnenen Kurven mit einiger Genauigkeit ermitteln. Sie ist bei gleichem Reiz bei größerem Dehnungszustand des Stückes eine größere, für gleiche Dehnungsgrade nur geringen Schwankungen unterworfen. Es ergibt sich als Durchschnitt für eine größere Anzahl von Kurven eine Geschwindigkeit von 200 bis 300 % der Ausgangslänge in der Sekunde.

Die Kontraktionsgeschwindigkeit der Längsmuskeln eines Segmentes bei peristaltischer Bewegung beträgt, wie hier vorweggenommen sein mag, nur etwa $^1/_8$—$^1/_9$ von der bei Zuckbewegung.

II. Teil. **Die peristaltische Bewegung.**

1. Literatur; die bisherigen Ansichten und Theorien: Friedländer, Biedermann, Garrey-Moore, Bovard, Janzen, v. Essen.

Die Anschauung, die wir gegenwärtig von der peristaltischen Bewegung und ihrem Zustandekommen beim Regenwurm haben, gründet sich auf die Arbeit von 4 Forschern: Friedländer, Biedermann und Garrey und Moore.

Friedländer (1894) zeigte, daß Durchschneidung des Bauchmarks und sogar Halbierung des ganzen Tieres die Koordination der Bewegung nicht aufzuheben braucht, wenn nur der rhythmische Zug des davonkriechenden ersten Wurmteiles auf das Vorderende des zweiten Teiles irgendwie, z. B. durch eine Fadenschlinge übertragen wird; er fand also, mit anderen Worten, daß Zug am jeweiligen Vorderende Peristaltik auslöst. Seine Ansicht ging dahin, daß auch im intakten Wurm jedes Segment durch den Zug des davorliegenden gedehnt würde; dadurch käme die Verdünnungswelle zustande, während die Verdickungswelle eine Reihe unisegmentaler, durch die Dehnung ausgelöster Reflexe sei.

Biedermann (1904) betonte demgegenüber, daß die Dehnung jedes Segmentes durch Zug zunächst eine aktive Kontraktion der Ringmuskeln auslöse, danach erst setzt die Längsmuskelkontraktion ein.

Ferner zeigte er, daß auch das isolierte Bauchmark durch kurze Strecken die Erregung zu leiten imstande ist. Er fand also die „doppelte Sicherung" des Erregungsablaufes und kam zu dem Schluß, daß es sich bei der Verdünnungswelle um eine Reihe unisegmentaler Reflexe handelt, die bei Dehnung der Haut durch Reizung der in ihr befindlichen sensiblen Nervenendigungen ausgelöst werden.

Diese Frage besonders wurde durch Garrey und Moore (1916) näher untersucht. Sie stellten fest, daß Reizung einer beliebigen Stelle eines Wurmstücks Längsmuskelkontraktion vor und Ringmuskelkontraktion hinter dieser Stelle bewirkt, daß also hier eine peristaltische Welle sich bildet; ebenso brachten sie durch Pinseln von vorn nach hinten über ein Wurmstück peristaltische Wellen hervor, durch Pinseln in der entgegengesetzten Richtung diese wieder zum Stehen. Garrey und Moore stellten die Hypothese auf, daß die durch die Ringmuskelkontraktion verursachte Streckung jedes Segmentes einen Hautreiz entstehen ließe, auf den reflektorisch die Ringmuskulatur des folgenden Segmentes sich kontrahiere und

so fort. Es handelt sich also danach um eine Kette bisegmentaler Reflexe, auf die eine Reihe unisegmentaler folgt, die den Wurm wieder verkürzen.

Bovard (1918) ergänzte diese Theorie weiter. Er schloß aus Messungen und Versuchen mit durch Betäubung des Hautmuskelschlauchs isoliertem Bauchmark, daß die Erregungswelle das Bauchmark nur kurze Strecken und mit Dekrement zu passieren vermag und deshalb dauernder Reize bedarf, um nicht zu erlöschen: „Any theory that accounts for locomotion must take into consideration the short unit system of the nervous system, the transmission of locomotor impulses over long sections of the cord, and the variability in rate of the speed of these impulses." „Each synapse in each segment resists the passage of the locomotor impulse but in ordinary locomotion each well coordinated contraction wave reinforces the loss and the movement runs the full length of the worm."

Diese Ansicht stellt eine Erweiterung und Begründung der Garrey-Moore'schen Hypothese dar. Kurz zusammengefaßt: Die Verdünnungswelle ist eine Kette von bisegmentalen Reflexen, deren gleichmäßiger Ablauf noch gesichert wird, durch die Fähigkeit des Bauchmarks, auch ohne Reize von außen zu empfangen, die Erregung, wenn auch mit Dekrement, durch eine kurze Strecke weiterzuleiten. Auf diese Verdünnungswelle folgt in einigem Abstand die Verdickungswelle, die dadurch zustande kommt, daß die Dehnung der Längsmuskulatur reflektorisch ihre Verkürzung nach sich zieht.

In neuester Zeit sind fast gleichzeitig zwei voneinander unabhängige Arbeiten erschienen, die sich mit dem Problem der Peristaltik beschäftigen. Janzen (1931) schließt sich in allen wesentlichen Punkten der oben wiedergegebenen Anschauung an: Die Peristaltik kommt auch nach ihm durch Reflexe zustande, deren Zentren die einzelnen Ganglien darstellen; die Weiterleitung der peristaltischen Erregung ist nach Janzen „streng an den segmentalen Bewegungsablauf gekoppelt", und eine Folge des intrasegmentalen Reflexablaufes. Wie Bovard, so nimmt auch Janzen an, daß die peristaltische Welle „intersegmentale Hemmungen" zu überwinden habe, weiterhin den jeweils tätigen Segmenten Energie zuführe. Auf viele Einzelheiten dieser Arbeit wird im folgenden noch einzugehen sein [1]).

1) Die Untersuchungen Janzens erschienen nach Fertigstellung dieses Manuskriptes; es erwies sich jedoch zur Klärung mancher Fragen ein Eingehen auf diese Arbeit als unbedingt notwendig.

In ganz anderer Weise hat v. Essen (1931) versucht, das Zustandekommen der peristaltischen Bewegung durch mechanisch bedingte, gerichtete Tonusschwankungen zu erklären. Ein Versuch, dessen wesentliche Punkte den Tatsachen (besonders den von Garrey u. Moore gefundenen, die v. E. nicht bekannt gewesen zu sein scheinen) nicht gerecht wird und auf den in einer späteren Arbeit näher eingegangen werden soll.

2. Untersuchungen.

a) Die Verdickungswelle.

Die eigenen Untersuchungen sollen begonnen werden mit einer näheren Betrachtung der Verdickungswelle, deren Zustandekommen dem Verständnis weit weniger Schwierigkeiten zu bieten scheint, als die Verdünnungswelle mit ihrer „doppelten Sicherung".

Wenn die Längsmuskelkontraktion in jedem Segment ein Reflex ist auf ihre Dehnung, so muß eine Veränderung der Dehnungsbedingungen und des Dehnungsrhythmus in benachbarten Segmenten auch veränderte Kontraktionsrhythmen in ihnen herbeiführen, also auch die Längsmuskelkontraktionen zu verschiedenen Zeiten erfolgen. Damit ergibt sich die Möglichkeit, die These vom unisegmentalen Reflex der Verdickungswelle zu prüfen: nämlich durch Veränderung der Dehnungsgeschwindigkeit in benachbarten Segmenten.

Der Versuch wurde folgendermaßen angestellt: Ein leicht betäubter Wurm wird im Wachsbecken mit der Ventralseite nach oben festgesteckt; etwa von der Wurmmitte ausgehend, wird ein Längsschnitt über dem Bauchmark durch die Ringmuskulatur geführt und diese auch seitlich ein Stück abpräpariert. (Daß dies einwandfrei möglich ist, wurde bereits weiter oben dargestellt.) Dann wird Bauchmark und Längsmuskulatur an einem Ende der freipräparierten 10—12 Segmente durchschnitten und mittels zweier seitlich in einiger Entfernung vom Bauchmark verlaufender Schnitte durch die Längsmuskulatur ein Muskelband freigelegt, das an einem Ende mit einer intakten Wurmhälfte in Verbindung bleibt. Um das darunterliegende Bauchmark nicht zu schädigen, wird ein schmaler Streifen Darmwand auf seiner Dorsalseite belassen. Das ganze Präparat wird, wie in Fig. 8 abgebildet, an der Grenze zwischen intaktem Stück und Längsmuskelstreifen vorsichtig mittels einer Nadel an einem Stück Kork befestigt. Hebel h_1 wird durch

das obere Ende des Präparates, h_2 etwa 10 Segmente unterhalb der Nadel durch den Wurm gestochen. Der schreibende Arm des Hebels h_1 wird leicht belastet und dehnt den Längsmuskelstreifen.

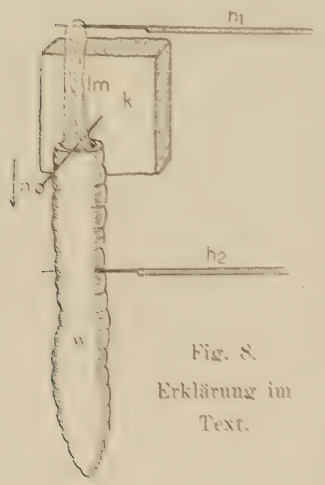

Fig. 8.
Erklärung im Text.

In einem solchen Präparat muß die unterhalb der Befestigungsstelle befindliche Längsmuskulatur durch die Ringmuskelkontraktion des Kriechbewegungen ausführenden Tierstückes, das Längsmuskelband jedoch durch den Zug des belasteten Hebels gedehnt werden; es muß also, wenn die Längsmuskelverkürzung als unisegmentaler Reflex auf ihre Dehnung erfolgt, der Kontraktionsrhythmus der oberen von dem der unteren Muskulatur abweichen.

Dieses ist jedoch niemals der Fall; in allen Fällen zeigten obere und untere Kurven spiegelbildliche Ähnlichkeit; der Rhythmus ist völlig derselbe, gleich gültig, ob das intakte Stück nun ein Vorder- oder Hinterende ist. Die Verschiebung des Gewichtes am Hebelarm h_1 verändert nur die Höhe, nicht den Rhythmus des Ausschlages der oberen Kurve. Fig. 9 stellt ein Beispiel einer solchen Kurve dar, aus dem das oben Gesagte deutlich wird.

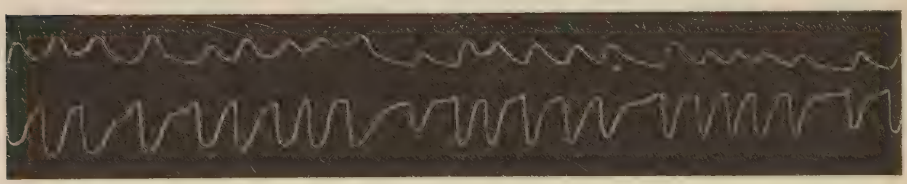

Fig. 9. Erklärung im Text: die Pfeile ↑ ↓ geben die Richtung, in der die Verkürzung aufgezeichnet wurde, an; die Kurve ist von links nach rechts zu lesen. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Damit ist zunächst gezeigt, daß die Verdickungswelle nicht durch einen unisegmentalen Reflex zustandekommt. Ob es sich überhaupt um einen Reflex handelt oder ob eine Erregungswelle durch das Bauchmark fließt oder ob der Vorgang noch ganz anders erklärt werden muß, das kann erst nach Besprechung einiger anderer Erscheinungen und Befunde näher erörtert werden.

b) Leitungsgeschwindigkeit im freigelegten Bauchmark.

Geht man von der Ansicht aus, daß die Verdünnungswelle ein bisegmentaler Reflex sei, wobei dem Bauchmark die Rolle des Überträgers von einem Segment ins andere zukommt, so muß es bemerkenswert erscheinen, daß das Bauchmark auch die Fähigkeit haben soll, die Erregung über mehrere isolierte Ganglien zu transportieren. Diese Erscheinung mußte also genauer untersucht und die Frage nach der Geschwindigkeit dieser Erregungswelle während des Verlaufes durch das freigelegte Bauchmarkstück und nach den Bedingungen, die von Einfluß auf diese Geschwindigkeit sind, beantwortet werden.

Versuche in dieser Richtung liegen bereits von Bovard (1918) vor. Bovard betäubte eine Anzahl Segmente in der Mitte des Wurmes und steckte sie auf einer Korkplatte fest: je eins der dicht vor und hinter diesem Stück gelegenen Segmente wurde mit einem Hebel verbunden: durch die Bewegung dieser Hebel wurden 2 Stromkreise geöffnet und geschlossen und gleichzeitig berührten 2 magnetisch angezogene Hebel die laufende Rußtrommel. Die Resultate dieser Messungen variieren außerordentlich; in einer der drei mitgeteilten Versuchsreihen schwankt die Leitungsgeschwindigkeit im betäubten Stück zwischen 0,08 und 1,02 Sekunden. Gegen die Methodik dieser Versuche müssen eine Anzahl Einwände erhoben werden: 1. ist es sehr unwahrscheinlich, daß bei Betäubung des Hautmuskelschlauches das Bauchmark nicht in Mitleidenschaft gezogen wird: 2. war Bovard's Betäubungsmittel Äther, der, wie sich später zeigen wird, eine ganz besondere, spezifische Wirkung gerade auf das Bauchmark besitzt; schließlich, um noch eines zu erwähnen, scheint, wenn die Abbildung seines Apparates zutrifft, mit dem einen Hebel die Verdickungs-, mit dem anderen die Verdünnungswelle gemessen worden zu sein. Diese Einwände sind schwer genug, um Bovard's Ergebnisse wertlos zu machen [1]).

Noch entschiedener gegen die Möglichkeit der Erregungsleitung durch freigelegtes Bauchmark spricht Janzen sich aus. Er leugnet die Existenz einer rein zentralen Fortleitung über mehrere Segmente, da er 1. eine solche im isolierten, längsgespaltenen Bauch-

1) Mit gleicher Methodik wurde von Bovard auch die Zuckbewegung gemessen; er fand Werte von 22—400 cm in der Sekunde. Aus den oben genannten Gründen wurden diese Messungen im ersten Teil der Arbeit nicht erwähnt.

markstück nicht nachweisen konnte; 2. stellte er (an *Tubifex*) fest, daß eine mittlere zwischen 2 Glasplatten gepreßte Partie eines intakten Tieres die Erregungsleitung stark verzögert. Die Unsicherheit des ersten Versuches gibt Janzen selbst zu; die Erklärung für den zweiten ist, wie später gezeigt werden wird, eine ganz andere.

Zuerst brauchen wir eine Antwort auf die Frage, ob überhaupt und durch wie lange Strecken freigelegten Bauchmarks die peristaltische Erregung zu fließen vermag.

Die Freilegung eines Mittelstücks des Bauchmarks erfolgte durch 2 seitlich davon in einem Abstand von etwa $^1/_3$ des Wurmumfanges bis auf den Darm geführte Schnitte in der Längsrichtung des Tieres und vorsichtiges Abheben und Entfernen des über dem Bauchmark liegenden Muskelstreifens. Das Bauchmark wurde auf dem Darm liegend belassen, die Nerven dicht an ihm entlang beiderseits durchschnitten.

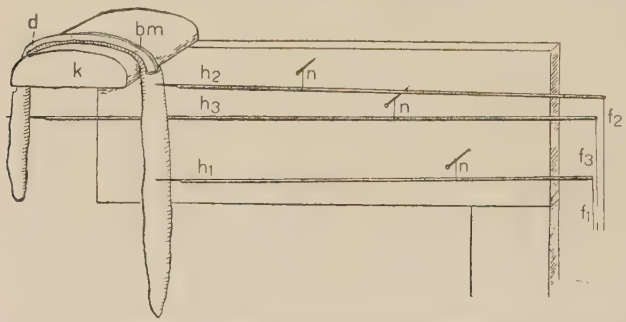

Fig. 10. Apparat zur Messung der Leitungsgeschwindigkeit im freigelegten Bauchmark.

Die Koordination zwischen vorderer und hinterer Hälfte blieb bei vorsichtig ausgeführter Operation stets deutlich bestehen, selbst bei Freilegung von mehr als 30 Segmenten. Wo bei noch längeren, freigelegten Stücken die Koordination aufgehoben war, da war stets auch die Zuckbewegung unterbrochen; daraus muß man schließen, daß diese Störung nicht in der Natur des peristaltischen Leitungsvorganges begründet sei, sondern vielmehr die Summe kleiner Schädigungen bei der Präparation die eigentliche Ursache sein müsse.

Dieser Befund steht in scharfem Gegensatz zu Bovard's Theorie der „transmission by reinforced stimuli“ und der Ansicht Janzen's.

Die Leitungsgeschwindigkeit in dem Bauchmarkstück, das auf solche Weise freigelegt war, wurde mit Hilfe des in Fig. 10 abgebildeten Apparates gemessen. Der Wurm liegt, das Bauchmark nach oben, über einem Korkstück k; die intakten Enden hängen frei herab; der Hebel h_1 ist dicht hinter dem Clitellum, h_2 etwa

3—4 Segmente vor der Wunde, h_3 einige Segmente hinter ihr in den Wurm gestochen. Die freien Hebelarme sind durch Seidenfäden, in derselben Weise wie Fig. 1 es zeigt, mit 3 senkrecht untereinander verlaufenden Schreibhebeln verbunden.

Da bei völliger Freilegung stets ein hoher Prozentsatz von Tieren durch kleine Beschädigungen des Bauchmarks für die Versuche verlorengingen, sich jedoch bald eine große Zahl von Messungen als notwendig erwies, wurde fast in allen Fällen ein schmales Band bloßer Längsmuskulatur, kaum breiter als das Bauchmark selbst, mit diesem in Verbindung gelassen, so daß es rings geschützt war.

Beginnt nun der hängende Wurm zu kriechen, was die meisten spontan und oft lange ununterbrochen tun, so bewegt sich erst

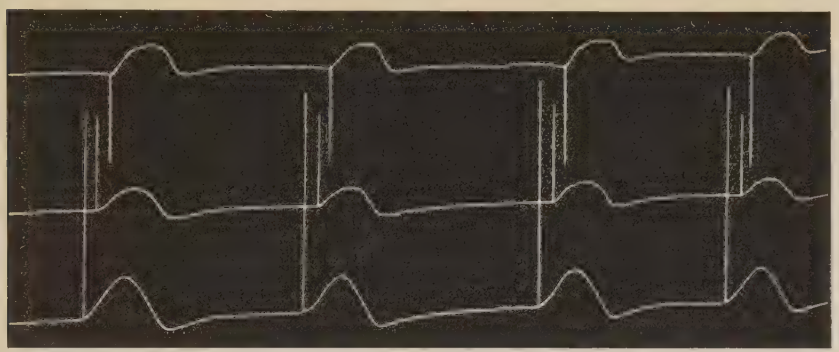

Fig. 11. Kurve eines Peristaltik ausführenden Wurmes mit freigelegtem Bauchmarkstück; *1*, *2* und *3* die Hebel h_1—h_3. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Hebel h_1: dann, wenn die Verdünnungswelle das 3. Segment vor der Wunde erreicht hat, h_2, und wenn sie in das 1. hinter der Wunde tritt, h_3; so ist es möglich, die Leitungsgeschwindigkeit im vorderen, intakten Stück mit der im freigelegten Bauchmark zu vergleichen.[1])

Übrigens wurde noch ein zweiter Apparat hergestellt, der sich von dem beschriebenen dadurch unterschied, daß die Tiere hier nicht herabhingen, sondern in einer flachen, feucht gehaltenen Glasrinne krochen; die Resultate zeigten keine prinzipiellen Unterschiede.

Von etwa 100 gemessenen Exemplaren zeigte kaum die Hälfte so deutliche Kurvenbeginne, daß eine einigermaßen zuverlässige Ausmessung erfolgen konnte. Fig. 11 ist ein Beispiel für eine der-

1) Dabei war natürlich zu berücksichtigen, daß zwischen h_2 und h_3 noch ein kurzes intaktes Wurmstück liegt und die Zeiten dementsprechend umgerechnet werden müssen.

artige Kurve, das zeigt, daß die Meßgenauigkeit einiges zu wünschen übrig läßt; jedoch wurde stets der Durchschnittswert einer größeren Anzahl (6–20) meist sehr gleichartiger Einzelmessungen ermittelt, so daß die Genauigkeit doch hinreichend groß ist. Schließlich kam es nur darauf an, die Größenordnung zu bestimmen, und das war mit Hilfe der großen Zahl untersuchter Würmer sehr wohl möglich. Während der Messungen wurden die Versuchstiere in Ruhe gelassen und nur solche, die nicht von selbst peristaltische Bewegungen ausführten, wurden durch Berühren oder leichtes Kneifen des Schwanzendes dazu veranlaßt.

Was sich aus diesen Messungen ergab, war zunächst, daß die Geschwindigkeit im freigelegten Bauchmark keinen stärkeren Schwankungen unterliegt als im intakten Stück davor, zweitens, daß die Geschwindigkeit stets größer, oft ganz erstaunlich viel größer ist, als im intakten Wurm. Dabei scheint auch der Dehnungsgrad des Bauchmarks eine gewisse Rolle zu spielen; jedenfalls wurde bei einer ganzen Anzahl von Tieren das operierte Stück in mehrfachem Wechsel bald gedehnt, bald wieder ihm gestattet, sich zu verkürzen; und dabei stellte es sich heraus, daß die Geschwindigkeit im gedehnten Stück meist abnahm, jedoch um ganz verschiedene Werte. (Eine Überdehnung fand nie statt, da das Mittelstück höchstens bis zu Ruhelänge gedehnt wurde, während es sonst infolge der starken Dauerkontraktion, in der sich die dorsale Muskelschale nach der Operation befindet, weit unter der Ruhelänge verharrte. Das Bauchmark lag auch in diesem Verkürzungszustand stets gerade und nicht geschlängelt.)

In der folgenden Tabelle sind etwa $^1/_3$ der Messungen, beliebig herausgegriffen, mitgeteilt. Angegeben ist die Zahl der freigelegten Segmente; ferner das Wievielfache der Geschwindigkeit im normalen Vorderstück die Geschwindigkeit im freigelegten Bauchmark betrug; bei gedehnten Würmern der Grad der Dehnung im Verhältnis zur Ausgangslänge; schließlich die Zahl der Einzelwellen, die gemessen wurden.

Die Tabelle zeigt vor allem, daß keinerlei Dekrement (im Sinne Bovard's) für die Leitung der peristaltischen Erregung besteht, im Gegenteil, daß die Geschwindigkeit im isolierten Bauchmark sehr hoch sein kann, und ferner, daß sie von Wurm zu Wurm außerordentlich schwankt. Die Herabminderung der Geschwindigkeit bei Dehnung des Bauchmarks dürfte in einer irgendwie gearteten Beeinflussung der an der Leitung beteiligten Ganglienzellen begründet sein.

Tabelle 1.

Zahl der freigelegten Segmente	Dehnungsgrad des Mittelstückes	Geschwindigkeit im operierten: Geschwindigkeit im intakten Stück	Zahl der Einzelmessungen
37	—	2,7 : 1	38
35	—	4 : 1	24
24	ungedehnt	3,2 : 1	42
	gedehnt auf $^5/_3$	1,7 : 1	
	ungedehnt	2,3 : 1	
	gedehnt auf $^5/_3$	1,9 : 1	
21	gedehnt auf $^3/_2$	1,8 : 1	15
21	ungedehnt	3,3 : 1	17
25	—	2 : 1	25
36	—	11 : 1	18
34	ungedehnt	3,8 : 1	41
	gedehnt auf $^3/_2$	2,1 : 1	
	ungedehnt	3,3 : 1	
	gedehnt auf $^3/_2$	2,8 : 1	
34	—	2,1 : 1	18
30	—	7,2 : 1	16
36	—	3,6 : 1	22
37	—	2,4 : 1	7
36	—	4,2 : 1	9
32	ungedehnt	5,1 : 1	6
	gedehnt auf $^3/_2$	3,2 : 1	8
	ungedehnt	3,1 : 1	9
	gedehnt auf $^3/_2$	2,1 : 1	11
26	—	7,3 : 1	22

Das wichtigste Ergebnis ist jedenfalls, daß der langsame Fluß der normalen Erregungswelle keineswegs in der histologischen Struktur des Bauchmarks seinen Grund hat, wie man bisher allgemein annahm, sondern, daß dieses die Erregung mit großer Geschwindigkeit leiten kann und daß da noch irgendein bisher unbekannter Faktor mitspielt.

c) Dehnungsversuche.

Wenden wir uns nun zur Untersuchung des „Dehnungsreflexes", um festzustellen, wie weit dieser bisegmentale Reflex eine Sicherung für den geregelten, langsamen Ablauf der Kriechbewegung darstellt.

Ein Wurm wird schwach betäubt und in seiner mittleren Partie im Abstand von 15—20 Segmenten von 2 Nadeln seitlich durchstochen. Die nervöse Verbindung der durchstochenen Stellen zum Bauchmark wird durch jederseits einen, unterhalb der Nadel geführten Schnitt durch das betreffende Segment aufgehoben, so daß späterhin Bewegung der Nadeln in den Wunden keinerlei Zuck- und „Schmerz"reaktionen mehr auslöst. Auf das zwischen beiden

Nadeln liegende Stück ist zuvor ein Glasröhrchen gezogen, dessen innerer Durchmesser mit dem äußeren des mäßig kontrahierten Tieres übereinstimmt (Fig. 12 b).

Der aus der Narkose erwachte Wurm wird auf eine feuchte Glasplatte gelegt und beide Nadeln gegen die Öffnungev des Röhrchens gehalten, so daß eine Verlängerung der darin befindlichen Segmente unmöglich ist. Wird nun der Wurm zum Kriechen veranlaßt, so zeigt sich, daß die Verdünnungswelle bis zur ersten Nadel gelangt, hinter der zweiten jedoch nicht wieder zum Vorschein kommt; die Welle „erstirbt" stets im Röhrchen. Gibt man aber dem Verdünnungsdruck durch Entfernen beider Nadeln voneinander etwas nach, so geht die Welle, wenn auch bedeutend verlangsamt. durch das behinderte Mittelstück, und durchläuft das Schwanzende mit normaler Geschwindigkeit.

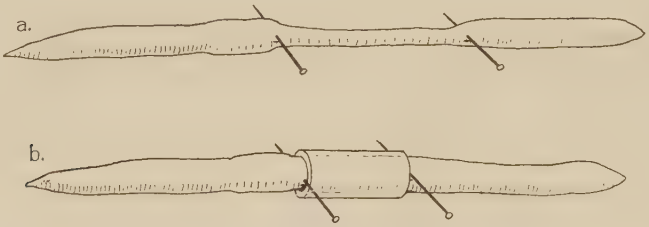

Fig. 12. Erläuterung des Dehnungsversuches.

Der Gegenversuch besteht darin, daß der mittlere Wurmteil mittels der beiden Nadeln vorsichtig gedehnt wird (Fig. 12 a); der Erfolg ist dem vorigen genau entgegengesetzt: je stärker das Stück gedehnt ist, desto schneller wird es von der Verdünnungswelle durchlaufen. In extremem Dehnungszustand, in dem die Verdünnungswelle keine weitere Dehnung mehr bewirkt, sieht man sie häufig gleichzeitig bei der ersten Nadel ein- und bei der zweiten wieder heraustreten. (Bei extremer Dehnung des Mittelstücks ist in der Regel das Kopfstück nur schwer oder gar nicht zum Kriechen zu veranlassen; warum, wird im III. Teil der Arbeit gezeigt werden.)

Häufig kann man hier auch beobachten, daß durch das Schwanzstück rhythmische Wellen laufen, die von der gedehnten Mitte ausgehen, während das Kopfstück ruhig daliegt.

Diese beiden Versuche zeigen, daß die Peripherie in eigenartiger Weise den Bewegungsablauf reguliert. Behinderung der Dehnung verlangsamt die Fortleitung der Erregung oder bringt sie zum Erlöschen; das spricht für einen durch Dehnung ausgelösten bisegmen-

talen Reflex. Mit der Annahme eines solchen im Widerspruch steht, daß durch gedehnte Segmente die Erregung beschleunigt fließt, zumal dann, wenn sie dabei keine wahrnehmbare Bewegung mehr ausführen, also eigentlich auch hier die Fortleitung unterbrochen sein müßte. Man könnte hier die Hilfsannahme machen, daß es nicht der Dehnungsvorgang, sondern ein bestimmter Dehnungsgrad sei, der reflexauslösend wirke. Immerhin bleibt die Annahme eines Reflexes nach diesen Versuchen fraglich; der folgende Versuch wird eine solche Möglichkeit völlig ausschließen.

d) Ätherversuch.

Legt man einen Wurm in 3—4 %igen Äther[1]), so zappelt er zunächst, wie auf jeden stärkeren Reiz hin, beruhigt sich dann aber. Wenn man ihn nach etwa 2 Minuten herausnimmt und auf einer feuchten Glasplatte kriechen läßt, so bemerkt man, daß jede peristaltische Welle, besonders im mittleren und hinteren Wurmteil, auffällig beschleunigt ist. Läßt man ihn nun noch 1—3 Minuten (je nach Größe des Tieres) im Äther liegen und nimmt ihn dann heraus, so gewahrt man, daß die Peristaltik, sowohl Verdünnungs- wie Verdickungswelle, gar nicht mehr an einem Ende beginnt, sondern gleichzeitig oder fast gleichzeitig sich alle Segmente verlängern und verkürzen, der Wurm also bald extrem verlängert, bald wieder ganz kurz ist. Der Rhythmus, in dem dieses geschieht, ist sehr variabel, stets jedoch ist die Bewegung der beiden Muskelsysteme eine ebenso intensive wie am normalen Tier. Ist der Wurm noch nicht ganz so weit betäubt, so sieht man noch häufig die Verdünnungswelle sehr schnell von vorn nach hinten fließen; späterhin scheint es öfter, als wenn sie von der Mitte ausginge und sich von da nach beiden Enden hin mit großer Geschwindigkeit ausbreite.

Wird der Wurm jetzt noch weiter betäubt, so setzt völlige Bewegungslosigkeit ein; mit dem Erwachen geht alles den umgekehrten Weg bis zur normalen Kriechbewegung zurück.

Schon im ersten Stadium der Betäubung und noch deutlicher späterhin zeigt der Wurm verminderte Reaktion auf äußere Reize. Spritzt man dem Tier 3 %igen Äther in den Darm, so ist die Wirkung in jeder Beziehung dieselbe, nur setzt alles entsprechend schneller ein.

1) Zu diesem, wie zu allen anderen besprochenen Versuchen sind frische, „tonisch feste“ Würmer am geeignetsten; besonders unter den in der kalten Jahreszeit gefangenen findet sich ein großer Prozentsatz von schlappen, wenig reizbaren Tieren, die zu derartigen Versuchen nicht geeignet sind.

Im letzten Stadium vor dem Eintreten völliger Bewegungslosigkeit rufen starke Reize wie Kneifen und Stechen in den Hautmuskelschlauch in der Regel nur noch lokale Kontraktionen hervor; während elektrische Reizung des Bauchmarks sofortige Reaktion des ganzen Tieres zur Folge hat, die sich gewöhnlich in einer von der Reizstelle schnell nach beiden Wurmenden laufenden Verdünnungswelle kundtut.

Offenbar handelt es sich hier um eine Wirkung auf das Zentralnervensystem, die für Äther spezifisch zu sein scheint. Jedenfalls wurde sie bei anderen Narkotika bisher von mir nicht, auch nicht andeutungsweise, gefunden.

Die Desensibilisierung ist, wie der Versuch der Darmeinspritzung lehrt, zumindest sehr wesentlich zentral bedingt.

Dieser bemerkenswerte Effekt zeigt: 1. daß die peristaltische Erregung unter Umständen eine außerordentliche Geschwindigkeit besitzen kann; 2. ergibt es sich ohne weiteres, daß die peristaltische Welle hier nicht durch eine Kette bisegmentaler Reflexe zustande kommen kann [1]). Die bestehende Theorie wird damit hinfällig.

3. Hypothese der „Hemmungszentren".

Faßt man alle im II. Teil besprochenen Befunde, dazu noch die Feststellungen Garrey's u. Moore's gemeinsam ins Auge: den verschieden schnellen Erregungslauf je nach dem Ausgangsdehnungszustand der Segmente, das Erlöschen der Erregungswelle in an der Dehnung völlig behinderten Segmenten, den Erregungsverlauf durch weite Strecken des freigelegten Bauchmarks mit sehr verschiedener, meist sehr großer Geschwindigkeit, den einheitlichen, koordinierten Ablauf der Verdickungswelle auch nach Entfernung längerer Strecken Ringmuskulatur, das Hervorrufen einer Verdünnungswelle durch Pinseln von vorn nach hinten über ein Wurmstück, und schließlich die Befunde am ätherisierten Tier, so scheint es zunächst schwierig, all diese Erscheinungen in ein geordnetes System zu bringen.

Eine solche Einordnung gelingt jedoch zwanglos, wenn man die Hypothese aufstellt: In jedem Ganglion liegt ein „Hemmungszentrum". (Durch die Bezeichnung „Hemmungszentrum" soll nicht angedeutet werden, daß die hemmende Funktion an bestimmte Ganglienzellen gebunden ist; es könnte sich auch um eine Eigen-

1) Die Möglichkeit relativ sehr schneller Erregungsleitung durch freigelegtes Bauchmark, gedehnte Segmente und im ätherisierten Tier läßt auch die von Janzen gemachte Annahme von „intersegmentalen Hemmungen" äußerst unwahrscheinlich erscheinen.

schaft handeln, die dem gesamten Ganglion oder der Mehrzahl seiner Zellen zukommt.)

Dieses Hemmungszentrum wird dauernd durch die sensiblen Nervenendigungen der Haut (und vielleicht auch der Muskulatur) gespeist.

Wird nun ein Segment, aktiv oder passiv, gedehnt, so entsteht in ihm ein spezifischer, durch diese Dehnung bewirkter Reiz; die durch diesen Reiz hervorgerufene Erregung fließt in das jeweils dahinterliegende Segment und wirkt dort dem Hemmungsreiz entgegen, schaltet das Hemmungszentrum aus, „löst" die Hemmung, hemmt die hemmende Erregung oder wie man es sonst noch bezeichnen mag. Darauf staut sich die Erregung vor dem darauffolgenden Hemmungszentrum und so fort.

In jedem Ganglion spielt sich nun, nachdem die Hemmung gelöst ist, ein und derselbe rhythmische Vorgang ab, der zuerst zur Kontraktion der Ringmuskulatur, nach einer Weile zur Kontraktion der Längsmuskulatur führt (auf diese Behauptung wird noch im III. Teil näher eingegangen werden).

Dieser rhythmische Impuls kann an und für sich in jedem beliebigen Segment beginnen und verbreitet sich, wenn die Hemmungszentren ausgeschaltet sind, schnell über den ganzen Wurm, so daß dann praktisch in allen Segmenten sich gleichzeitig der gleiche Vorgang abspielt; sind die Hemmungszentren jedoch in Tätigkeit, so beginnt dieser Vorgang in irgendeinem meist dem 1. Segment (näheres darüber im III. Teil), und wird von diesem Augenblick an in sämtlichen anderen Segmenten „unterdrückt" (daß eine solche Unterdrückung tatsächlich stattfindet wird im III. Teil gezeigt werden).

Die aktive Dehnung des 1. Segments wirkt nun, von einem gewissen Dehnungsgrade an, hemmungslösend auf das nächste; so kann dieses sich, aktiv, dehnen; auf diese Weise läuft die Erregung gleichmäßig den Wurm entlang.

In jedem Segment erfolgt dann, eine gewisse Spanne nach der Ringmuskelkontraktion, der Impuls zur Längsmuskelkontraktion.

Nun die einzelnen Versuche: Werden einige Segmente gehindert, sich zu dehnen, so unterbleibt in ihnen der hemmungslösende Reiz und die Erregungswelle bleibt an dieser Stelle stehen. Werden sie gedehnt, so genügt ein geringeres Plus, um die Hemmungszentren auszuschalten, die Erregung fließt entsprechend schneller; bei maximaler Dehnung eines Wurmstückes befinden sich die betreffenden

Segmente in einem mehr oder weniger enthemmten Dauerzustand. (Die Annahme, daß der hemmunglösende Reiz von einem bestimmten Dehnungszustand an wirkt und es weniger auf den Vorgang der Dehnung ankommt, wird im III. Teil der Arbeit wahrscheinlich gemacht werden.) Die Erregung hat hier „freie Bahn" und kann sehr schnell durch das gedehnte Stück gelangen. Ebenso kann natürlich auch von einem solchen, mehr oder weniger enthemmten Stück die Welle ausgehen.

Die Garrey-Moore'schen Versuche zeigen, daß es sich beim enthemmenden Reiz vielleicht vorwiegend um einen Hautreiz handelt.[1]) Mäßige Reizung eines Segmentes bewirkt Enthemmung, also Dehnung des folgenden; Pinseln von vorn nach hinten erzeugt eine Verdünnungswelle, die dem Pinsel um ein Segment vorausläuft.

Im freigelegten Bauchmark fehlt sowohl hemmender wie enthemmender Reiz vollständig; (bei Belassen eines schmalen Längsmuskelstreifens vielleicht nicht völlig). Die Hemmungszentren sind funktionsfähig, aber praktisch mehr oder weniger ausgeschaltet. Von ihrem Zustand hängt die Leitungsgeschwindigkeit in diesem Stück ab; sind sie nahezu völlig außer Tätigkeit, so wird die Geschwindigkeit außerordentlich groß.

Beim Ätherversuch endlich geschieht nach dieser Hypothese folgendes: Äther wirkt spezifisch, selektiv, lähmend auf die Hemmungszentren. Sie werden ausgeschaltet. In diesem Zustand findet keine oder kaum eine Aufnahme von Erregung aus Haut und Muskulatur mehr statt; daher verminderte oder keine Reizbeantwortung. Hemmung und Enthemmung sind nun unmöglich, jeder zentrale Impuls zu einer peristaltischen Bewegung, wo er auch auftreten mag, teilt sich jetzt mit großer Geschwindigkeit allen Segmenten mit. So können jetzt alle Segmente fast gleichzeitig dieselbe Bewegung ausführen.

(Zweifellos ist in diesem Stadium jedoch auch das übrige Bauchmark bereits stark durch den Äther beeinträchtigt; denn der Rhythmus ist unregelmäßig und die Koordination oft bereits gestört.)

Mit Hilfe der hier entwickelten Hypothese lassen sich, wie zu zeigen versucht worden ist, sämtliche bisherigen Messungen und Befunde zu einem Bild zusammenfügen. Für den folgenden Teil

1) Wohl nicht ausschließlich, denn auch Pinseln des Innenrandes eines Längsschnittes kann Peristaltik erzeugen. Janzen schließt aus der Tatsache, daß stark ätherisierte Tierstücke, die auf Außenreize nicht reagieren, noch Bewegungen ausführen, auf einen „Muskelsinn", dieser Schluß ist nach den obigen Ausführungen über die Wirkung des Äthers wohl kaum bindend.

der Arbeit soll sie als Arbeitshypothese dienen. Es werden sich noch eine Anzahl von Beobachtungen ergeben, die geeignet sind, sie zu ergänzen und weiter zu stützen.

III. Teil. **Das Bauchmark als Einheit.**

1. Veränderungen des Tätigkeitszustandes.

a) Die „Unterdrückung".

Wenn ein Wurm vorwärts zu kriechen beginnt, so bildet sich vorn eine Verdünnungswelle, es schiebt sich eine Wurmspitze vor. Ist eine Anzahl von Segmenten vorgeschoben, so beginnt nun vorn die Verdickungswelle, die dem Verdünnungsbeginn in einem gewissen Abstand folgt und an den jeweils gestreckten Segmenten zieht. (Das Vorwärtskommen dieser über den Wurm dahinlaufenden verdünnten Strecke ist also sowohl durch Druck von hinten wie durch Zug von vorn sichergestellt.)

Wird nun ein Wurm durch stärkere Reize veranlaßt, schneller zu kriechen, so bildet sich eine neue Verdünnungswelle, schon bevor die vorhergehende Verdickungswelle das Schwanzende erreicht hat; allerdings scheint sie nie eher vom Kopfende auszugehen, als bis die vorangegangene Verdünnungswelle zum letzten Segment gelangt ist und dieses sich zu strecken beginnt (vorausgesetzt, die Welle gelangt überhaupt bis zum Schwanzende)[1]).

Es entsteht nun die Frage, was die Möglichkeit, daß zwei oder mehrere Wellen gleichzeitig über den Wurm laufen, ausschließt.

Diese Frage beantwortet folgender Versuch. Einem möglichst langen Wurm wird das Kopfende etwa in der Gegend des Clitellum abgeschnitten. (Im folgenden soll vom Kopf- und Schwanzende des Tieres Vorder- und Hinterende, das nur die jeweilige Kriechrichtung bezeichnet, unterschieden werden.) Liegt das Schwanzstück nun ruhig da, so kann man durch Zug vorn eine peristaltische Welle auslösen (Friedländer's Versuch). Zieht man jetzt, wenn die erste Verdünnungswelle die Mitte des Tierstücks erreicht hat, zum zweiten Mal am Vorderende (Fig. 13a), so kann zweierlei geschehen. Entweder ist der tonische Widerstand jetzt plötzlich so stark, daß es nicht gelingt, die vorderen Segmente überhaupt zu dehnen. Oder aber es gelingt wohl, eine neue Verdünnungswelle zu erzeugen;

1) Janzen spricht von mehreren Verdickungswellen, die gleichzeitig über den Wurm laufen können; ich habe dergleichen bei Regenwürmern trotz sorgfältiger Beobachtung nicht feststellen können.

dann aber sieht man augenblicklich die vorangegangene Welle stehen bleiben, erlöschen, wo sie sich gerade befindet.

Man kann denselben Versuch auch anders ausführen: das Mittelstück eines intakten Tieres wird in dem Augenblick, wo vorn eine Verdünnungswelle etwa das erste Drittel des Tieres erreicht hat (Fig. 13 b) mittels zweier durchgesteckter Nadeln gedehnt; dann erlischt sofort die vordere Welle, während die künstlich erzeugte meist über das Schwanzende weiterfließt.

Diese Versuche zeigen also, daß eine Verdünnungswelle die andere tatsächlich „unterdrückt". Im Sinne der aufgestellten Hypothese besagen sie: Der Prozeß der Hemmungslösung findet im normalen Wurm nie gleichzeitig an mehreren Stellen des Gesamtnervensystems statt.

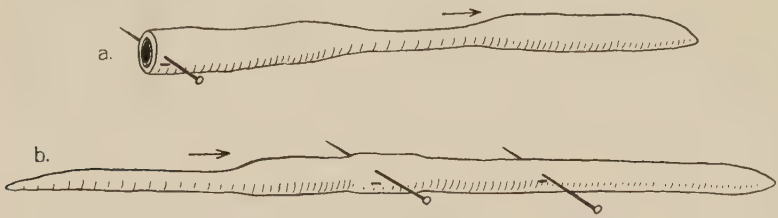

Fig. 13. Versuch zur Frage der „Unterdrückung"; die Pfeile zeigen die Richtung der über den Wurm laufenden Verdünnungswelle an.

b) Reizwirkung am kriechenden Tier.

Reizt man einen langsam kriechenden Wurm am Schwanzende, so sieht man nicht nur, daß die Wellen einander schneller folgen, sondern man bemerkt auch sehr deutlich, daß jede der Wellen, die Verdünnungs- und entsprechend die Verdickungswelle, bedeutend schneller über den ganzen Wurm verlaufen. Daß diese Beschleunigung eine zentrale ist, liegt auf der Hand und bedarf wohl nicht des Beweises. Der Reiz, auf eine Stelle des Tieres ausgeübt, verteilt sich sofort über das ganze Bauchmark und bewirkt überall gleichmäßig eine Beschleunigung.

Die aufgestellte Hypothese erlaubt es, über die Qualität einer derartigen Reizwirkung auf das Bauchmark nähere Angaben zu machen. Ein derartiger Reiz ist qualitativ dem Dehnungsreiz gleichgeartet, unterscheidet sich jedoch von ihm durch seine gleichmäßige Wirkung auf alle Segmente; er enthemmt jedes Segment in einem mehr oder weniger geringen Grade. Die Folge ist, daß der nächste enthemmende Reiz schwächer zu sein braucht, mithin die

Erregungswelle schneller passiert. Die Wirkung dieses Reizes ist also gleich der einer schwachen Dehnung aller Segmente.

Man kann das auch anders ausdrücken und sagen: Dehnung aller Segmente oder Reize, deren Wirkung mit der einer solchen Dehnung übereinstimmt, führen eine Senkung der Enthemmungsschwelle herbei.

Dieser und der vorhergehende Befund machen es deutlich, wie sehr das Zentralnervensystem als funktionelle Einheit zu gelten hat. Jeder Vorgang in einem Ganglion wird von jedem in einem anderen sich abspielenden Vorgang beeinflußt; jedes Ganglion ist bestimmt durch und wirkt bestimmend auf alle anderen.

c) Die „Umschaltung".

Bis jetzt war nur vom Kriechen in einer Richtung die Rede; der Wurm besitzt aber bekanntlich die Fähigkeit, sowohl vorwärts wie rückwärts zu kriechen und zwar unterscheiden sich peristaltische und „antiperistaltische" Bewegung rein äußerlich durch nichts, als vielleicht durch die verschiedene Häufigkeit ihrer Ausübung. In der Art ihrer Auslösung besteht jedoch ein sehr interessanter Unterschied.

Durchschneidet man einem Wurm etwa in der Mitte das Bauchmark, legt ihn auf eine rauhe Unterlage und veranlaßt nun durch Reizung in der Mitte beide Hälften, auseinanderzukriechen, so entsteht hier natürlich ein starker Zug, und es zeigt sich, daß stets die hintere Wurmhälfte diesem Zug nachgibt und jetzt der davonkriechenden vorderen folgt. Oder: zieht man, wie schon Biedermann es tat, durch ein Wurmstück vorn und hinten einen Faden und zieht nun am rostralen Ende, so erzeugt dieser Zug stets Peristaltik. Zieht man am Caudalende, so gelingt es nicht, Peristaltik in rückläufiger Richtung hervorzurufen; der Wurm behält seine Lage bei, die Borsten bleiben caudalwärts gerichtet [1]). Die gleiche Erscheinung zeigt sich auch, wie schon Garrey u. Moore fanden, beim Pinselversuch: Streichen von vorn nach hinten ruft Peristaltik, Streichen von hinten nach vorn keine Antiperistaltik hervor.

Das bedeutet also: der spezifische Dehnungsreiz kann umschaltend nur am rostralen Ende des Wurmstückes wirken. Hier also erzeugt er stets eine Verdünnungswelle; am Caudalende tut er das nur, wenn das Tier rückwärtsgeschaltet ist.

1) Biedermann gibt irrtümlicherweise an, man könne abwechselnd durch Zug vorn und hinten nach Belieben Peristaltik und Antiperistaltik erzeugen.

Diese Tatsache erklärt auch die bekannte Beobachtung, daß ein mit dem Kopfende aus seiner Röhre hervorragender Wurm, an diesem Ende ergriffen, bei vorsichtigem Zug stets, oft sehr plötzlich, nachgibt (umgeschaltet wird), während ein am Schwanzende ergriffenes Tier meist unter Hinterlassung dieses Stückes, das leicht abreißt (autotomieren kann man diesen Vorgang kaum nennen), davonkriecht.

Bemerkenswert ist, daß im Ätherversuch auch dieser Umschaltmechanismus unterbrochen ist; die Wellen können von beliebigen Stellen des Tieres ausgehen; die Borsten sind stets gerade herausgestreckt. (Der Wurm kommt also nicht vorwärts.) Elektrischer Strom quer durch die Tiermitte verursacht eine Verdünnung der rostral wie caudal vom Reizort gelegenen Segmente.

Auf den Vorgang der Umschaltung muß noch etwas näher eingegangen werden. Reizt man einen ruhig daliegenden Wurm, etwa am Schwanzende, z. B. durch Berühren, so tritt zuerst die Zuckbewegung auf, dann beginnt häufig das Vorderende Suchbewegungen (in des Begriffes weitester Fassung) auszuführen, und dann setzt Vorwärtskriechen entweder ein, oder unterbleibt auch. Genau dasselbe ergibt sich auch bei Reizung des Kopfendes: Zuckbewegung, dann Suchbewegung des Hinterendes, zwar nicht sehr ausgesprochen, aber doch als solche zu deuten (nach v. Buddenbrock's Ausdruck: „Das Schwanzende gerät in eine charakteristische Unruhe"), und schließlich, im Durchschnitt seltener als im umgekehrten Fall, erfolgt Rückwärtskriechen.

Bei Reiz an einem Ende kann, besonders wenn der Reiz stark ist, die Suchbewegung auch völlig ausbleiben; dann setzt die Verdünnungswelle sofort nach Reizung am entgegengesetzten Ende ein. Die Minimallatenzzeit zwischen Reizung und Kriechbeginn, mit Hilfe einer Stoppuhr an einer Anzahl von Würmern ungefähr ermittelt, beträgt für *L. herculeus* 0,4 sec. (also wohl in Wirklichkeit noch um $^1/_4$—$^1/_3$ weniger).

2. Über die Leitungsbahnen und die allgemeine Polarisation.

Es taucht damit die bereits am Beginn berührte Frage wieder auf, welche Elemente diese schnelle Erregungswelle leiten; daß es die Kolossalfasern nicht sind, wurde bereits gezeigt. Die 2 „ventralen Kolossalfasern", die den 3 dorsalen histologisch sehr ähnlich sind, kommen, da sie nur paarig sind, für die Erregungsleitung kaum

in Frage, nachdem die Polarisation der dorsalen Fasern erwiesen ist (Stough). Es kämen schließlich noch die in mehreren Gebieten des Bauchmarks verlaufenden Hauptfaserzüge in Betracht. Bevor man jedoch einen solchen Schluß auf die Funktion dieser Stränge zieht, ist zu bedenken: Sowohl die peristaltische Erregung bei Ausschaltung der Hemmungszentren, als auch die besprochenen Umstimmungen und die „Unterdrückung" breiten sich mit großer Geschwindigkeit im Zentralnervensystem aus; demgemäß müßte man auch für diese verschiedenartigen Erregungen bestimmte, histologisch besonders differenzierte Leitungsorte ausfindig machen.

Nach allen besprochenen physiologischen Befunden scheint es jedoch am naheliegendsten, anzunehmen, daß sämtliche überhaupt möglichen Erregungen, die das Bauchmark durchlaufen, im Verhältnis zur normalen peristaltischen Erregungswelle „sehr schnell" fortschreiten, so daß es vorläufig müßig ist, für sie nach histologisch differenzierten Leitungsbahnen zu suchen.

Immerhin wäre es interessant, zu wissen, wieweit von den verschiedenen möglichen Impulsen verschiedene Gebiete des Bauchmarks als leitende Bahnen benutzt werden, und es wurde mit zwei verschiedenen Methoden der Versuch gemacht, dies festzustellen.

Einmal wurde 50 Exemplaren von *L. rubellus* das Bauchmark in der Mitte durchschnitten. Am Ende des 2. Tages schienen die ersten Verbindungen wiederhergestellt; im Laufe des 3. Tages wurden dann alle Tiere in folgender Weise untersucht: auf eine feuchte Glasplatte gelegt, wurden sie vorn, dann hinten mechanisch und elektrisch gereizt, um festzustellen, ob die Zuckbewegung und die „Umschaltung" gleichzeitig wieder in Funktion treten; dann wurden die Tiere vorn stärker gereizt, um die „Schlängelbewegung" hervorzurufen (auf diese Bewegung wird späterhin noch eingegangen werden). Schließlich wurden die Tiere am Schwanzende aufgehängt und zum Kriechen, möglichst in beiden Richtungen veranlaßt.

In einer zweiten Versuchsreihe wurde 18 Exemplaren von *L. herculeus* das Bauchmark freigelegt und an einer Stelle mittels Nadeln, die zu feinen Messern zugeschliffen waren, durchstochen. Diese Tiere wurden nach etwa 2 Stunden in der gleichen Weise wie die anderen untersucht.

Es muß gleich vorweggenommen werden, daß eine sichere Feststellung, ob die Leitungsbahn für eine bestimmte Erregung unterbrochen war oder nicht, meist nicht möglich war.

Erwähnt sind in der Tabelle 2 nur die Exemplare, deren Befunde positive Schlüsse erlauben.

Tabelle 2.

V—H bedeutet: Leitung von vorn nach hinten; i Leitung intakt. u Leitung unterbrochen.

Zuck-bewegung		Peristaltik		„Um-schaltung“		Schlängel-bewegung
Tiere mit regenerierendem Bauchmark.						
V—H	H—V	V—H	H—V	V—H	H—V	V—H
u	u	u	u	i	i	u
u?	u	—	u	i	u	u
u	—	u	u	i!	—	—
u	—	i	i	i	—	—
u	u?	u	u	i	—	—
u	u	u	u	i	—	—
i	i	u	u	u?	u?	i
i	—	u	u	i	i	i
i?	i?	u	u	i	i	u?
i	—	u	—	i	—	—
i	u?	u	u	i	—	—
i	u	i	—	i	—	—
i	—	u	u	i	—	—
Tiere mit Bauchmarkstich.						
i	i	u	u	—	—	u
u	u	u	u	i	—	—
i	i	u	u	i	—	—
i	i	u!	i!	i?	i?	—
u	u	u	—	i	—	—
u	u?	u?	—	i	—	—
i	i	u!	i!	i	—	—
i	i	i	—	u	—	—

Es ergibt sich aus der Tabelle: die Leitungsbahnen für Zuckerregung und „Umschaltung“ sind verschieden (an 9 Exemplaren); die Leitungsbahnen für Peristaltik und „Umschaltung“ sind verschieden (14 Exemplare); ferner scheint es, als wenn Peristaltik und Schlängelbewegung verschiedene Bahnen benutzen (2 Exemplare). Schließlich scheint es, als wenn die Leitungsbahnen für die peristaltische Erregung polarisierte sind (2 Expl.). Diese letzte Frage, die von einiger Wichtigkeit ist, kann jedoch durchaus nicht als gelöst betrachtet werden; absolut zuverlässige Feststellungen sind auf diesem Wege nicht zu machen, da es nicht möglich ist, die Reize zu dosieren, und da, bei geringer Beschädigung einer Leitungsbahn, es wohl denkbar wäre, daß auf starke Reize eine Reaktion des ganzen Tieres, auf schwächere jedoch nur eine solche der gereizten Hälfte erfolgt.

Die Tatsache, daß Vorwärtsschaltung durch Reiz hinten und Zug vorn, Rückwärtsschaltung nur durch Reiz vorn zu bewirken ist, stellt nur einen Punkt des Themas „Polarisation“ des Gesamtbauchmarks dar. Eine andere Erscheinung, in der die Polarisation

ebenfalls zum Ausdruck kommt, soll nur kurz erwähnt werden, da sie bereits bekannt ist (Norman, 1900). Reizt man einen Wurm am Kopfende stark, so beginnt er heftig zu „schlagen"; reizt man ihn jedoch hinten, so ist das meist nicht der Fall. Oder: Schneidet man einen Wurm in der Mitte durch, so kriecht das Vorderende davon und das Schwanzende macht diese Schlängelbewegung; durchschneidet man den halben Wurm noch einmal, so zeigt sich wieder dasselbe. Stets schlängelt das jeweilige caudale Stück entweder allein oder wenigstens viel intensiver als das andere. Hebt man ein Stück, das eine solche Bewegung ausführt, auf, so sieht man, daß die Bewegung dadurch zustande kommt, daß eine starke Längsmuskelkontraktion, die alle benachbarten Segmente jeweils an der gleichen Seite des Wurmumfanges ergriffen hat, um den Wurm läuft; er schleudert also (und kleine Stücke rollen daher häufig seitlich über den Boden dahin). Diese Bewegung ist zentral bedingt; ein Längsschnitt durch den Hautmuskelschlauch hebt sie nicht auf.

Diese Beispiele zeigen, daß es Erregungen gibt, die das Bauchmark in der Richtung vom Kopf- zum Schwanzende entweder ausschließlich oder mit viel größerer Leichtigkeit zu leiten imstande ist.

3. Über Rhythmus und Bewegungsauslösung.

Die im II. Teil der Arbeit aufgestellte Hypothese der Hemmungszentren beschäftigt sich allein mit der Frage nach dem Fortschreiten der peristaltischen Erregung, nachdem der erste Anstoß, durch aktive oder passive Dehnung der vorderen Segmente, gegeben ist. Es wurde in diesem Zusammenhang jedoch schon die, zunächst unbegründete Ansicht ausgesprochen, daß jedes Ganglion einen Eigenrhythmus besitze, von sich aus Impulse an Ring- und Längsmuskulatur erteile.

Diese Eigenschaft soll im folgenden wahrscheinlich gemacht werden. Daß der Vorgang der Hemmunglösung nur jeweils an einer Stelle des Bauchmarks stattfindet wurde bereits gezeigt. Nun könnte man (mit v. Uexküll) annehmen, daß auf jede sichtbare Erregungswelle von vorn nach hinten eine unsichtbare von hinten nach vorn folgt, die die Erregung gleichsam wieder nach vorn schafft. Diese unsichtbare Erregungswelle müßte eine große Geschwindigkeit haben, da ja die Verdünnung vorn schon in dem Augenblick einsetzen kann, wo die vorausgegangene das Hinterende gerade zu erreichen beginnt. Mit dieser Annahme wäre für den intakten Wurm ein bestimmter Rhythmus gegeben, der im wesentlichen von der Geschwindigkeit des sichtbaren Erregungsverlaufs abhinge.

Es würde aus einer solchen Annahme jedoch folgen, daß der Maximalrhythmus mit abnehmender Segmentzahl zunehmen müsse, und dies ist nun keineswegs der Fall.

Diese Frage wurde an einer größeren Anzahl von Würmern auf folgende Art untersucht: Einige Segmente hinter dem Oberschlundganglion wurde das Bauchmark durchschnitten und dicht oberhalb der Schnittstelle der Wurm mittels einer durchgesteckten Nadel aufgehängt. 5 Segmente weiter unten wurde ein Hebelarm mit einem Segment verbunden und so die Bewegung dieser nunmehr vordersten 5 Segmente aufgezeichnet.

Der Wurm beginnt gewöhnlich bald und oft lange ununterbrochen peristaltische Bewegung auszuführen, da er ja durch sein Gewicht, besonders die vordersten Segmente, fortwährend gedehnt wird. Nach einer Weile wird das Bauchmark etwa in der Mitte durchschnitten: der Rhythmus bleibt derselbe. Schließlich wird das Bauchmark dicht unter dem Hebelarm durchschnitten, so daß nur noch 5—6 Segmente übrigbleiben; auch jetzt läßt sich, selbst auf stärkere Reize hin, keine Beschleunigung des Rhythmus erzielen; die aufgeschriebene Kurve gleicht in jeder Beziehung der, die 5 Segmente des intakten Tieres ausführten. Fig. 14 gibt ein Beispiel dafür. Im Durchschnitt pflegt der Rhythmus von 5—6 Segmenten ein wenig langsamer zu sein, als der des ganzen Tieres. Bei solchen Exemplaren, wo er im kurzen Stück wesentlich langsamer war, also unter dem Maximalwert blieb, war er meist auch ziemlich unregelmäßig, während bei Maximalrhythmus sowohl das lange Tier wie das kurze Stück einen gleichmäßigen Rhythmus besitzen.

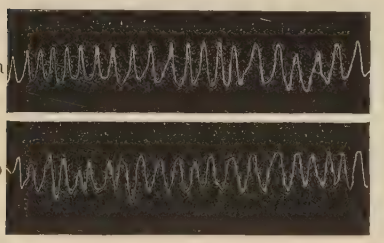

Fig. 14. Peristaltik der 5 vordersten Segmente, a eines langen Tierstückes, b nach Durchtrennung des Bauchmarks unterhalb des Schreibhebels (*L. rubellus*).

Dieser Befund zeigt, daß auch dort, wo nicht, wie im intakten Wurm, eine Unterdrückung stattfindet, also ein beschleunigter Rhythmus hiernach sehr wohl möglich wäre, diese Beschleunigung doch nicht eintritt. Er macht ferner das Vorhandensein unsichtbarer rückläufiger Erregungswellen sehr unwahrscheinlich und eine derartige Annahme jedenfalls überflüssig.

Die Frage, ob der rhythmische Vorgang, der nach Enthemmung in jedem Segment abläuft, zentral bedingt ist, läßt sich auch auf eine andere Weise prüfen. Es wurde bereits gezeigt, daß Bauch-

markstücke, die nur mit einem Streifen Längsmuskulatur in Verbindung stehen, sehr weitgehend enthemmt sind. In solchen, isolierten Stücken müßten nun, wenn die oben gemachte Annahme zutrifft, fortwährend rhythmische Kontraktionen in gleichen Abständen stattfinden. Und das ist auch tatsächlich der Fall [1]). In vielen, wenn auch natürlich nicht in allen freipräparierten Längsmuskelstreifen, die mit dem dazugehörigen Bauchmark in Verbindung gelassen wurden, laufen solche rhythmische Kontraktionen mit großer Regelmäßigkeit und Ausdauer ab (die Höhe der Belastung scheint dabei keinen Einfluß auf die Rhythmengeschwindigkeit auszuüben).

Fig. 15 gibt ein Beispiel für eine so gewonnene Kurve. Im allgemeinen ist der Rhythmus solcher Kurven etwas, manchmal bedeutend langsamer als er im entsprechenden intakten Stück sein würde; (ein Befund, der im Sinne einer Beeinflußbarkeit der Rhythmengeschwindigkeit durch Hautreiz gedeutet werden könnte.)

Nach Entfernung des Bauchmarks hört jede rhythmische Bewegung auf.

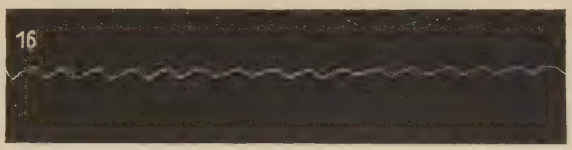

Fig. 15.

Dieser und der vorige Versuch lassen noch immer die Möglichkeit offen, daß zwar die Kontraktion der Ringmuskulatur auf zentralen Rhythmen basiere, die nachfolgende Kontraktion der Längsmuskulatur jedoch ein Reflex auf ihre Dehnung sei.

Daß es kein unisegmentaler Reflex sein kann, wurde bereits gezeigt (Fig. 9). Wenn es ein allgemeiner, polysegmentaler Reflex wäre, so könnte man den in Fig. 8 abgebildeten Versuch nur erklären, wenn man annimmt, daß der Impuls, der als Reflex auf die Dehnung der Längsmuskulatur im intakten Stück einsetzt, sich über das Bauchmark nach vorn, entgegen der Richtung der Kriechwelle, ausbreitet (in allen den Fällen, wo die Peristaltik in Richtung des Pfeiles verläuft. Denn, daß der Längsmuskelstreifen selbst im nachfolgenden, intakten Tierstück keine Enthemmung bewirken kann, wurde bereits gezeigt; nie ging, bei den Geschwindigkeitsmessungen am bloßgelegten Bauchmark, eine peristaltische Welle vom Bauchmark mit darauf belassenem Längsmuskelstreifen aus; denn es fehlt hier der

1) Diese Tatsache ist auch ein Beweis gegen Janzen's Behauptung, daß die Kontraktion der Längsmuskulatur ein Reflex auf in der Ringmuskulatur durch deren Kontraktion ausgelöste Reize (Muskelsinn) sei; denn hier fehlt ja die Ringmuskulatur völlig und die rhythmische Bewegung der Längsmuskeln bleibt gleichwohl bestehen.

enthemmende Hautreiz (Garrey u. Moore), der nur durch Dehnung eines intakten Segmentes, nicht aber eines Längsmuskelstreifens, geliefert werden kann (vgl. auch den Dehnungsversuch, Fig. 12a).

Eine solche Annahme wäre unbegründet und erkünstelt.

Ein anderes Argument, das gegen einen Reflex überhaupt sprechen dürfte, ist, daß die Längsmuskelkontraktion nicht immer auf die der Ringmuskeln zu folgen braucht. Im normalen, dahinkriechenden Wurm ist das zwar stets der Fall; hier kehrt das Segment immer wieder in seinen Ausgangszustand zurück (Fig. 11). Unter Umständen kann jedoch auch das gesunde Tier längere Zeit gestreckt verharren. Das ist z. B. abends der Fall, wenn die Tiere ganz oder teilweise aus ihren Röhren kommen und sich dabei extrem ausstrecken [1]). (Möglicherweise wird das Einsetzen des normalen Rhythmus hier durch Impulse aus dem Unterschlundganglion [Janzen], vielleicht auch aus den übrigen Ganglien der vordersten Segmente, die auch sonst eine gewisse Unabhängigkeit vom Kriechmechanismus zeigen können, gehemmt.)

Am deutlichsten spricht der Ätherversuch gegen die Möglichkeit, daß die Verdickungswelle ein allgemeiner Reflex auf Dehnung der Längsmuskeln sei; denn wenn dem so wäre, könnte hier Längsmuskelkontraktion nicht eintreten, da allem Anschein nach das Zentralnervensystem kaum oder überhaupt nicht mehr Reize aufnimmt.

Somit ergibt sich die Notwendigkeit, dem Zentrum, und zwar jedem Ganglion, die Eigenschaft eines zentralen Rhythmus zuzuschreiben, durch den die antagonistische Bewegung von Ring- und Längsmuskulatur in Gang gebracht wird.

Die aufgestellte Hypothese muß also vervollständigt werden: Ist in einem Ganglion die Hemmung aufgehoben, so ist gleichzeitig in ihm ein Prozeß ausgelöst, in dessen Verlauf zuerst der Ringmuskulatur, nach einer Weile der Längsmuskulatur dynamische Erregung zufließt; das betreffende Segment streckt sich um ein gewisses Maß und kehrt dann wieder in seinen Ruhezustand zurück. Von diesem Augenblick an ist es wieder gehemmt; und diese Hemmung besitzt in der Regel eine gewisse Minimaldauer (relative Refraktärzeit); damit ist der Geschwindigkeit des Rhythmenablaufes eine bestimmte Höchstgrenze gesetzt. (Natürlich ist diese zentrale

1) Das sehr verschieden schnelle Verschwinden der Tiere in ihren Röhren auf Erschütterung und Lichtreiz hin läßt sich so erklären: Einmal kann es auf Zuckimpuls geschehen, dann aber kann es eine durch Reizung des Vorderendes hervorgerufene rückläufige peristaltische Welle sein, die ja unter diesen Umständen auch alle Segmente fast gleichzeitig ergreift. Daß die Längsmuskelkontraktion auf Zuckreiz im Durchschnitt etwa 8—9mal so schnell ist, wie auf peristaltische Erregung hin, wurde bereits erwähnt.

Impulsfolge vom Zustand des Tieres und den Reizen, die es treffen, sehr weitgehend abhängig.)

Werden nach Entfernung von Haut- und Ringmuskulatur die Hemmungszentren mehr oder weniger außer Tätigkeit gesetzt, so kann ein derartiger antagonistich-rhythmischer Impuls auf den anderen regelmäßig und ununterbrochen folgen (wobei natürlich hier jedesmal nur der zweite Teil dieses Rhythmus Verwertung findet, während der erste, bildlich gesprochen, leerläuft).

Es bleibt jetzt noch folgender Punkt zu besprechen: Warum beginnt die peristaltische Welle unter normalen Bedingungen stets am jeweiligen Vorderende?

Einer Anzahl von Tieren wurde das Kopfende in der Gegend des Clitellum abgeschnitten [1]) und die Tiere in befeuchteten Glasschalen einige Zeit in Ruhe gelassen. Wenn man einem solchen, ruhig daliegenden Tierstück das rostrale Ende dehnt, so entsteht bekanntlich eine peristaltische Welle. Und zwar ist es völlig gleichgültig, ob man schnell oder äußerst langsam dehnt; stets, wenn ein bestimmter Dehnungsgrad erreicht ist, pflanzt die Verdünnung sich weiter fort. Das bestätigt die schon im II. Teil gemachte Annahme, daß es neben dem Dehnungsvorgang vor allem der Dehnungszustand ist, der hemmungslösend wirkt [2]).

Der Dehnungsreiz kann nun, wie schon Garrey u. Moore zeigten, auch durch irgendeinen anderen Hautreiz ersetzt werden; für die folgenden Versuche wurde der elektrische Reiz benutzt.

Die beiden Elektroden werden vorsichtig mit dem Rostralende des Tierstückes in Berührung gebracht und nun ein Induktionsstrom ganz schwach zuerst und allmählich ansteigend, hindurchgeschickt. (Es mag hier dahingestellt bleiben, ob dabei Haut-Muskel- oder direkte Bauchmarkreizung durch den Strom die größte Rolle spielt.) Bei allmählichem Anwachsen der Stromstärke bleibt die Zuckbewegung aus, und es setzt jetzt an der gereizten Stelle Peristaltik ein; der Wurm beginnt vorwärts zu kriechen. Von diesem Augenblick an wirkt der Reiz nur noch beschleunigend; die

1) Um die Spontanbewegungen auf ein Mindestmaß zu bringen.

2) Janzen neigt zu der Ansicht, daß Dehnung nur als Reiz schlechthin zu gelten habe, daß durch sie nur „vorhandene Spontanität“ verändert würde. Demgegenüber muß ich mich mit aller Entschiedenheit der Auffassung Friedländer's und der übrigen Forscher anschließen, daß Dehnung einen ganz spezifischen Reiz darstellt. Im einzelnen erhellt das aus dem Dehnungsversuch (Fig. 12a); dann daraus, daß Dehnung des jeweiligen Vorderendes eines ruhenden Wurmstücks regelmäßig Peristaltik erzeugt; ferner aus dem „Unterdrückungsversuch“; schließlich aus der schon besprochenen Tatsache, daß Dehnung nur auf das nachfolgende Segment bewegungsauslösend wirkt, während beliebige Reize nur unter Umständen (Pinselversuch) eine ähnliche Wirkung haben.

Stromstärke kann noch bedeutend erhöht werden, der Wurm kriecht dann immer schneller, bis ein Augenblick kommt, wo der Reiz so stark wird, daß die Schlängelbewegung einsetzt. Steigert man die Stromstärke nicht allmählich, sondern plötzlich, so erfolgt Zuckbewegung und Umschaltung und meist Rückwärtskriechen oder auch Schlängeln.

Bei Reizung des Schwanzendes ist das Ergebnis ein anderes. Auch bei allmählicher Reizsteigerung gelingt es fast nie, Antiperistaltik zu erzeugen; es setzt meist Peristaltik ein, bei plötzlicher Reizsteigerung mit, bei allmählicher ohne Zuckbewegung.

Man kann aus diesem Verhalten schließen, daß der ruhig liegende Wurm meist vorwärtsgeschaltet ist. Selten kommt es jedoch auch vor, daß er rückwärtsgeschaltet ist. Dann erzeugt ein allmählich anschwellender Reiz, gleichgültig ob vorn, in der Mitte oder hinten appliziert, in jedem Falle Rückwärtskriechen. Kriecht der Wurm dann rückwärts, so wirkt, genau wie beim entgegengesetzt kriechenden Tier, jeder schwache oder anschwellende Reiz beschleunigend, gleichgültig, wo er auftrifft. Genau so wirkt ein starker oder plötzlich anschwellender Reiz umschaltend, wenn er das Schwanzende trifft; der Wurm zuckt und kriecht wieder vorwärts.

Man kann also zusammenfassend sagen: Jeder Reiz, ein starker wie ein schwacher, wirkt peristaltikauslösend, der starke aber kann zudem noch umschaltend wirken.

In die aufgestellte Hypothese eingefügt, heißt das: Ist in allen Segmenten eines ruhenden Tieres der Hemmungszustand der gleiche, so wird jeder schwache oder allmählich anschwellende Reiz zum jeweiligen Vorderende geleitet und wirkt dort hemmungslösend, erzeugt also, wenn er stark genug ist, eine peristaltische Welle.

Das von Uexküll stammende Bild eines „Tales“ am Kopfende, dem, gleichsam einem Gefälle folgend, die Erregung zufließt, scheint danach sehr zutreffend. Genauer wird man es so fassen können: Solange der Wurm ruht, befindet sich ein Erregungstal am jeweiligen Vorderende, der Tätigkeitszustand oder die Wirkung der Hemmungszentren ist hier herabgesetzt. Jede hemmunglösende Erregung führt, wenn sie stark genug ist, hier zu einer Enthemmung, mithin zum Einsetzen der Bewegung. Mit dem Fortschreiten der Enthemmung über den Wurmkörper wandert auch das Erregungstal nach dem Schwanzende hin. Diese Auffassung läßt sich belegen durch den Versuch der Unterdrückung (Erschwerung der Dehnungsmöglichkeit der vorderen Segmente, während eine Verdünnungswelle

an anderer Stelle verläuft). Dafür spricht ferner die Tatsache der Beschleunigung der Welle durch Reize an beliebigen Stellen des Tieres. Schließlich spricht dafür der Dehnungsversuch (Fig. 12a). Nach Ausschaltung der Hemmungszentren müßte demnach die Möglichkeit der Ausbildung eines derartigen Erregungstales verlorengehen, und das ist ja, im Ätherversuch, tatsächlich der Fall! Das Tal nimmt jetzt gleichsam das ganze Tier ein.

In der vorliegenden Arbeit ist versucht worden, die einfachen, grundlegenden Funktionen des Zentralnervensystems beim Regenwurm zu analysieren. Im Verlauf der Untersuchungen erwies es sich als notwendig, zwei Hypothesen aufzustellen, die der Hemmungszentren und die des Rhythmus als einer zentralen Eigenschaft. Mit Hilfe dieser Hypothesen war es möglich, alle Erscheinungen und Beobachtungen, die bisher über den Bewegungsmechanismus gemacht worden sind, befriedigend zu erklären und in ein festes theoretisches Gefüge zu bringen. In dieser Arbeit sind nur die dynamischen Erscheinungen betrachtet, die statischen nicht mit berücksichtigt worden. In einer späteren Abhandlung soll versucht werden, über den „Tonus“ näheres auszusagen.

Kurze Zusammenfassung.

I. Teil.

1. Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in den Kolossalfasern ist unabhängig von der jeweiligen Länge des Tieres; sie beträgt im Durchschnitt ca. 5 m/sec für *L. herculeus*; Stoughs Befund über den segmentalen Bau der Fasern wird bestätigt.

2. In bezug auf die Zuckbewegung folgt der Wurm nur scheinbar dem Uexküll'schen Dehnungsgesetz; es findet jedoch hier keine „zentrale Schaltung“ statt; Ring- und Längsmuskulatur kontrahieren sich auf Zuckreiz gleichzeitig.

II. Teil.

1. Die peristaltische Erregung vermag durch weite Strecken freigelegten Bauchmarks zu laufen, und zwar ist die Geschwindigkeit stets, meist bedeutend, größer als im intakten Wurmstück; sie wird ferner durch Dehnung des Bauchmarks beeinflußt.

2. Im intakten Tier ist die Geschwindigkeit der peristaltischen Welle abhängig vom Dehnungszustand der Segmente; je gedehnter, desto größer die Geschwindigkeit. Behinderung der Dehnung bringt die Welle zum Stehen.

3. Im ätherisierten Tier bewegen sich alle Segmente annähernd gleichzeitig und koordiniert.

4. Die Verdickungswelle ist keine unisegmentale Reflexreihe.

5. Es wird eine Hypothese der „Hemmungszentren" aufgestellt und begründet; sie erübrigt die Annahme jedes Reflexes beim Zustandekommen der peristaltischen Bewegung.

III. Teil.

1. Auf der Grundlage der oben aufgestellten Hypothese werden einige Erscheinungen, wie die „Unterdrückung" und die „Umschaltung" näher untersucht.

2. Es werden einige Beispiele für die „Polarisation" des Gesamtbauchmarks angeführt.

3. Es wird wahrscheinlich gemacht, daß Peristaltik, Zuckerregung, „Umschaltung" und „Schlängelbewegung" in voneinander verschiedenen Bahnen fortgeleitet werden.

4. Es wird die Hypothese des antagonistischen Rhythmus als eines rein zentral bedingten Vorganges aufgestellt und begründet.

Literaturverzeichnis.

Bethe, A., 1908, Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen, in: Pflüger's Arch., Vol. 122.

Biedermann, W., 1904, Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen, ibid., Vol. 102.

Bovard, J. F., 1918, The transmission of nervous impulses in relation to locomotion in the Earthworm. — The function of the giant fibers in Earthworm, in: Univ. California Publ., Vol. 18.

Carlson, 1905, Further evidence of the fluidity of the conducting substance in nerve, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13.

— 1911, The effect of stretching the nerve on the rate of conducting of the nervous impulse, ibid., Vol. 27.

Van Essen, J., 1931, Ueber das Kriechen der Regenwürmer, in: Ztschr. vergl. Physiol., Vol. 15.

Friedlaender, B., 1894, Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer, in Pflüger's Arch., Vol. 58.

Garrey u. Moore, 1916, Peristalsis and coordination in the Earthworm, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 39.

Janzen, R., 1931, Beiträge zur Nervenphysiologie der Oligochaeten, in: Zool. Jahrb.. Vol. 50, Physiol.

Jenkins u. Carlson, 1904, Physiological evidence of the fluidity of the conducting substance in the pedal nerves of the Slug-Ariolimax columbianus, in: Journ. comp. Neurol., Vol. 14.

Stough, E. B., 1926, Giant nerve fibers of the Earthworm, ibid., Vol. 40.

—, 1930, Polarisation of giant nerve fibers, ibid., Vol. 50.

v. Uexküll, 1921, Umwelt und Innenwelt der Tiere, 2. Aufl., Berlin.

Yolton, W., 1923, The giant fibers in the Earthworm Eisenia foetida, in: Proc. Nat. Akad. Sc. U. S. A., Vol. 9.

Lebenslauf.

Ich, Erich v. Holst, Sohn des Nervenarztes Dr. Walter v. Holst, bin am 28./11. 1908 in Riga geboren. Ich besuchte das Städtische Gymnasium in Danzig, bestand meine Reifeprüfung und studierte 9 Semester, davon 1 in Wien, 2 in Kiel, die übrigen in Berlin. Meine Lehrer in Zoologie waren: Prof. Dr. Hesse und Prof. Dr. v. Buddenbrock, ferner die Professoren Marcus, Zimmer, Herter und Eggers. Botanik hörte ich bei den Professoren: Diehls, Noak, Molisch, Tischler. Philosophie bei den Professoren: Dessoir und Maier. Meine Doktorarbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Hesse.